Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen Nr. 43/1991



Andreas Müller

Wildbienen
im Schaffhauser Randen

Titelbild:
Die wespenartig schwarz-gelb gefärbte Harzbiene *Anthidium strigatum* baut kleine, eiförmige und rund 10 mm lange Brutzellen an Steinen, dürren Pflanzenstengeln oder Baumstämmen. Baumaterial ist Pflanzenharz, das bevorzugt auf Föhren gesammelt wird.
Aufnahme:
Albert Krebs, Agasul.

19. 3. 93

Für Donat, als kleines Dank für Deine Hilfe bei meinen ersten kladistischen "Gehversuchen"

Marcus

Neujahrsblatt

der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen

Nr. 43/1991

Die Neujahrsblätter werden mit Mitteln aus dem Legat Sturzenegger und mit Unterstützung der Johann-Conrad-Fischer-Stiftung herausgebracht von der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen.

In den Mitteilungen der NG SH erscheinen jährlich wissenschaftliche Publikationen, die auf unsere Region Bezug nehmen.

Die Gesellschaft unterhält eine *Fachgruppe für Naturschutz,* eine *Fachgruppe für Astronomie* zur Betreuung der Sternwarte auf der Steig und verschiedene

Sammlungen: Herbarium, Entomologie, Lichtbilder, geologische Sammlung Schalch.

Im Sommersemester finden *Exkursionen* und *Besichtigungen,*
im Winterhalbjahr *Vorträge* statt.

Interessenten für eine Mitgliedschaft melden sich bei

Dr. J. Walter, Präsident NG SH, Tel. 053/22 19 81
Rheinfallquai 32, CH-8212 Neuhausen

Postanschrift der Gesellschaft:
NG SH, Postfach 432, 8201 Schaffhausen
PC 82 – 1015 – 1

Redaktion der Neujahrsblätter:
Karl Isler, Pünt 207, 8239 Dörflingen

Autor dieses Heftes:
Andreas Müller, Biologe, Geisshaldenweg 12, 8200 Schaffhausen

Bildautoren:
Felix Amiet, Forststrasse 7, 4500 Solothurn
Dr. Heiko Bellmann, Jahnstrasse 4, D-7901 Lonsee
Egon Knapp, Schöneggstrasse 23, 8212 Neuhausen
Albert Krebs, Luckhauserstrasse 11, 8308 Agasul
Andreas Müller, Geisshaldenweg 12, 8200 Schaffhausen
Dr. Ernst Priesner, Prinzenweg 22b, D-8130 Starnberg
Prof. Dr. Fritz Schremmer, Seidengasse 13, A-1070 Wien
Dr. Paul Westrich, Enztalweg 12, D-7505 Ettlingen 5

Fotolithos:
primoscan baumann, Vordersteig 12, 8200 Schaffhausen

Druckerei Karl Augustin AG, Thayngen–Schaffhausen, 1990
Auflage: 2500 Stück
ISBN 3-85805-085-7

Andreas Müller

Wildbienen
im Schaffhauser Randen

Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen Nr. 43/1991

Für meine Eltern
in Dankbarkeit

Inhaltsverzeichnis

1. Vorwort

Go to your fields and your gardens, and you shall learn that it is the pleasure of the bee to gather honey of the flower,
But it is also the pleasure of the flower to yield its honey to the bee
For to the bee a flower is a fountain of life,
And to the flower a bee is a messenger of love,
And to both, bee and flower, the giving and the receiving of pleasure is a need and an ecstasy.

Kahlil Gibran, The Prophet

Die Partnerschaft zwischen Bienen und Blüten ist uralt. Als sich in der Kreidezeit vor rund 100 Millionen Jahren die Bienen aus wespenähnlichen Vorfahren entwickelten, ihre räuberische Lebensweise aufgaben und zu einer reinen Blütennahrung übergingen, lösten sie eine schlagartige Beschleunigung der Artbildung bei den Blütenpflanzen aus. Mit der Zunahme der Artenvielfalt der Blütenpflanzen ging wiederum eine Artenaufsplitterung bei den Bienen einher. Das Resultat ist eindrücklich: gegen 250 000 verschiedene Blütenpflanzen, von denen ein grosser Teil bienenbestäubt ist, und über 20 000 verschiedene Bienenarten leben heute auf unserer Erde.

Eine dieser zahlreichen Bienen kennen wir alle: die Honigbiene. Von ihr soll hier allerdings nicht die Rede sein. Über sie wurden schon Dutzende von Büchern veröffentlicht. Vielmehr interessieren uns in der vorliegenden Schrift ihre nahen Verwandten, die Wildbienen. Obwohl diese in Mitteleuropa mit mehreren hundert Arten vertreten sind, faszinierende Lebensweisen besitzen und eine wichtige Rolle im Naturhaushalt spielen, ist ihre Existenz nur wenigen Eingeweihten bekannt.

Die Wildbienen hätten es jedoch nötig, etwas aus dem Schatten der Honigbiene in das Bewusstsein der Öffentlichkeit zu treten, denn sie sind stark gefährdet. In unserer ausgeräumten und intensiv genutzten Landschaft finden zunehmend weniger Wildbienen geeignete Lebensräume. Zahlreiche Arten sind bereits verschwunden, weitere stehen kurz vor dem Aussterben.

Im Wissen darum, dass nur geschützt werden kann, was bekannt ist, möchte das vorliegende Neujahrsblatt die faszinierende Gruppe der Wildbienen den Lesern etwas näherbringen.

Schaffhausen, im August 1990 — Andreas Müller

Dank:
Die Herren Felix Amiet, Dr. Heiko Bellmann, Egon Knapp, Albert Krebs, Dr. Ernst Priesner, Prof. Dr. Fritz Schremmer und Dr. Paul Westrich stellten freundlicherweise Farbfotografien für die Illustration des vorliegenden Neujahrsblattes zur Verfügung. Frau Therese Hotz überarbeitete das ganze Manuskript. Das Erziehungsdepartement des Kantons Schaffhausen und die Randenvereinigung beteiligten sich an den Kosten für den Druck der Farbtafeln. Den genannten Personen und Institutionen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

2. Allgemeines über Bienen

Stellung der Bienen innerhalb der Insekten

Die *Bienen* (Apoidea) werden zur Insektenordnung der *Hautflügler* (Hymenoptera) gezählt, die wie die *Libellen, Heuschrecken, Schmetterlinge, Zweiflügler, Käfer* u. a. eine eigenständige Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Insekten bilden (Abb. 1). Mit gegen 12 000 Arten allein in Mitteleuropa sind die Hautflügler die artenreichste Insektenordnung bei uns. Sie sind durch zwei häutige Flügelpaare charakterisiert.

Dieses Riesenheer der Hautflügler wird in zwei Grossgruppen geteilt, in die *Pflanzenwespen* (Symphyta) mit etwa 750 mitteleuropäischen Arten und in die *Taillenwespen* (Apocrita) mit über 11 000 Arten. Die Taillenwespen sind durch eine starke Einschnürung zwischen Brust und Hinterleib, der «Wespentaille», gekennzeichnet. Den Pflanzenwespen fehlt eine Wespentaille, bei ihnen setzt der Hinterleib in voller Breite am Bruststück an.

Die Taillenwespen werden weiter in zwei Gruppen unterteilt. Die *Legimmen* (Terebrantes) sind in der Regel Parasiten anderer Insekten und besitzen häufig lange Legeröhren, mit denen sie ihre Eier in die Eier, Larven oder Puppen anderer Insekten einstechen. In Mitteleuropa sind rund 10 000 Legimmenarten bekannt, es werden aber noch laufend neue Arten entdeckt. Die *Stechimmen* (Aculeata), die zweite Gruppe der Taillenwespen, haben ihren Eilegeapparat zu einem Giftstachel umgewandelt. Die Eier werden bei ihnen durch eine Öffnung am Grund des Giftstachels abgelegt. Da der Wehrstachel der Stechimmen entwicklungsgeschichtlich aus dem Eilegeapparat der Legimmen hervorgegangen ist, können nur die Weibchen der Wespen, Bienen und Hummeln stechen. Die Stechimmen weisen meist eine nichtparasitische Lebensweise auf und kommen in Mitteleuropa mit über 1300 Arten vor.

Zu den Stechimmen gehören neben den *Ameisen* (Formicoidea), den *Faltenwespen* (Vespoidea), den *Wegwespen* (Pompiloidea), den *Grabwespen* (Sphecoidea) und einigen weiteren Gruppen auch die *Bienen* (Apoidea). In Mitteleuropa leben rund 600 Bienenarten.

Die Bienen sind dadurch charakterisiert, dass die Larvennahrung ausschliesslich aus Blütenprodukten besteht, nämlich aus einem Gemisch aus Pollen und Nektar oder seltener aus Pollen und Blütenöl (vgl. Kap. 9). Sie unterscheiden sich in diesem Punkt von allen anderen Gruppen der Stechimmen, deren Larven ausschliesslich von tierischer Nahrung leben. Die genannten Blütenprodukte werden von den Bienenweibchen auf den Blüten gesammelt und in die Brutzellen ihrer Nester transportiert.

Auch die aus den Brutzellen geschlüpften, vollentwickelten Bienen (Imagines) ernähren sich einzig von Blütenprodukten. Mit Hilfe ihres Rüssels nehmen Bienenmännchen und Bienenweibchen für die eigene Versorgung Nektar auf Blüten auf.

Einteilung der Bienen Mitteleuropas

Die Bienen sind eine ausgesprochen artenreiche Insektengruppe. Weltweit kennt man zwischen 20 000 und 30 000 verschiedene Bienenarten, in Europa sind über 1000 Arten belegt und in Mitteleuropa leben gut 600 Arten (29,50,52). In der Schweiz liegen Funde von über 550 Bienenarten vor, im Kanton Schaffhausen wurden bisher rund 200 Arten nachgewiesen, und die Bienenfauna des Schaffhauser Randens setzt sich aus etwa 160 Arten zusammen (4,34).

Diesen hohen Artenzahlen parallel geht eine grosse Vielfalt in Gestalt und Aussehen. In der einheimischen Fauna kommen Bienen in allen Grössenbereichen von 3–4 mm aufwärts bis zu über Hummelgrösse vor. Es gibt neben schwarz- und braungefärbten auch rote, gelb-schwarz gebänderte, blau- und grünschimmernde Bienen und neben stark pelzigen auch vollständig unbehaarte Arten. Grosse Unterschiede bestehen aber auch in der Lebensweise. In Hinsicht auf Lebensraum, Nestbau, Pollenquellen, Paarungsstrategien usw. weist jede einzelne Bienenart ganz charakteristische Züge auf.

Um diese grosse Vielfalt in den Griff zu bekommen, haben die Wissenschafter ein System geschaffen, in welchem die Bienenarten nach ihren Verwandtschaftsverhältnissen gruppiert werden (Tab. 1). Die mitteleuropäischen Bienen werden in die folgenden sieben Familien eingeteilt: *Seidenbienen* (Colletidae), *Furchenbienen* (Halictidae), *Sandbienen* (Andrenidae), *Sägehornbienen* (Melittidae), *Blattschneiderbienen* (Megachilidae), *Pelzbienen* (Anthophoridae) und *Echte Bienen* (Apidae). Die einzelnen Familien sind in mehrere Gattungen unterteilt, jede Gattung enthält eine bis sehr viele Arten. In der Schweiz wurden bisher gesicherte Nachweise von 553 Bienenarten aus 43 Gattungen und 7 Familien bekannt (4), im Schaffhauser Randen sind bis heute 144 Arten aus 24 Gattungen und 7 Familien aufgefunden worden (34).

Die Honigbiene *(Apis mellifera)* ist eine einzige dieser rund 550 einheimischen Bienenarten. Sie ist jedoch in weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes domestiziert und kommt in Mitteleuropa nicht mehr wild vor. Mit ihrer Ausnahme zählen alle Vertreter der Bienen einschliesslich der Hummeln zu den sogenannten *Wildbienen.*

Entgegen der landläufigen Meinung, wonach alle Bienen staatenbildende, soziale Insekten seien, besitzen die meisten Bienen eine solitäre Lebensweise. Bei den solitären Arten bauen die Weibchen ihre Nester allein und versorgen die Brut-

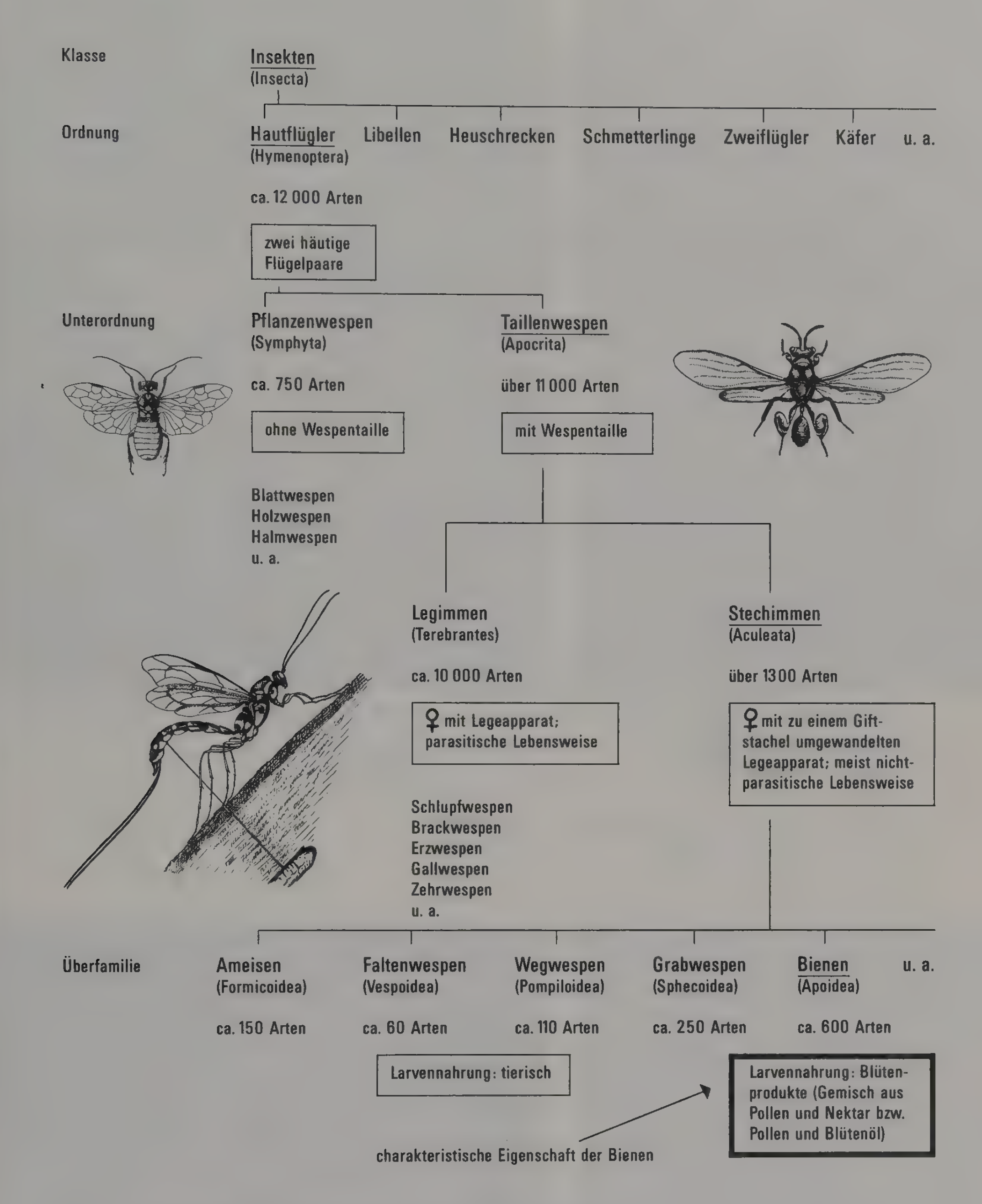


Abb. 1: Stellung der Bienen innerhalb der Insekten

Die angegebenen Artenzahlen sind grobe Annäherungen für Mitteleuropa (aus verschiedenen Quellen). Abbildungen aus (24).

zellen ohne Mithilfe von Artgenossen. Eine soziale Lebensweise (vgl. Kap. 7) weisen in der einheimischen Bienenfauna neben der Honigbiene nur die Hummeln *(Bombus)* sowie einige Arten innerhalb der beiden Furchenbienengattungen *Halictus* und *Lasioglossum* auf (Tab. 1). Auch aus den beiden Gattungen der Holzbienen *(Xylocopa)* und Keulhornbienen *(Ceratina)* wurden soziale Arten bekannt, ihre einheimischen Vertreter leben allerdings solitär. Aufgrund des geringen Prozentsatzes sozialer Arten werden die Wildbienen häufig auch als *Einsiedlerbienen* oder *Solitärbienen* bezeichnet.

Überfamilie: **Apoidea** – Bienen (553/144)

1.	Familie: **Colletidae** – Seidenbienen (47/11)
	Hylaeus – Maskenbienen (35/10)
	Colletes – Seidenbienen (12/1)
2.	Familie: **Halictidae** – Furchenbienen (123/35)
	Rhophites – Schlürfbienen (2/-)
	Rhophitoides – Graubienen (1/-)
	Dufourea – Glanzbienen (5/1)
	Systropha – Spiralhornbienen (2/-)
	Pseudapis – Schienenbienen (1/-)
	Nomioides – Steppenbienen (-)
(S)	*Halictus* – Furchenbienen (16/4)
(S)	*Lasioglossum* – Furchenbienen (71/21)
K	*Sphecodes* – Blutbienen (25/9)
3.	Familie: **Andrenidae** – Sandbienen (115/28)
	Panurgus – Zottelbienen (3/-)
	Panurginus – Scheinlappenbienen (1/-)
	Camptopoeum – Buntbienen (-)
	Melitturga – Schwebebienen (1/-)
	Andrena – Sandbienen (110/28)
4.	Familie: **Melittidae** – Sägehornbienen (9/1)
	Melitta – Sägehornbienen (5/1)
	Dasypoda – Hosenbienen (2/-)
	Macropis – Schenkelbienen (2/-)
5.	Familie: **Megachilidae** – Blattschneiderbienen (113/34)
	Trachusa – Bastardbienen (1/1)
	Anthidium – Woll- und Harzbienen (13/4)
K	*Stelis* – Düsterbienen (11/4)
	Heriades – Löcherbienen (2/1)
	Chelostoma – Scherenbienen (7/4)
	Osmia – Mauerbienen (43/13)
	Megachile – Blattschneider- und Mörtelbienen (23/5)
K	*Dioxys* – Zweizahnbienen (2/-)
K	*Coelioxys* – Kegelbienen (10/2)
	Lithurgus – Steinbienen (1/-)
6.	Familie: **Anthophoridae** – Pelzbienen (106/18)
	Anthophora – Pelzbienen (17/1)
K	*Melecta* – Trauerbienen (2/1)
K	*Thyreus* – Fleckenbienen (5/-)
	Eucera – Langhornbienen (3/1)
	Tetralonia – Langhornbienen (5/-)
(S)	*Xylocopa* – Holzbienen (3/-)
(S)	*Ceratina* – Keulhornbienen (3/1)
K	*Nomada* – Wespenbienen (60/14)
K	*Epeolus* – Filzbienen (4/-)
K	*Epeoloides* – Schmuckbienen (1/-)
K	*Biastes* – Kraftbienen (1/-)
K	*Pasites* – Kurzhornbienen (1/-)
K	*Ammobates* – Sandgängerbienen (1/-)
K	*Ammobatoides* – Steppenglanzbienen (-)
7.	Familie: **Apidae** – Echte Bienen (40/17)
S	*Bombus* – Hummeln (30/12)
K	*Psithyrus* – Schmarotzerhummeln (9/4)
S	*Apis* – Honigbienen (1/1)

K = Kuckucksbienen
S = Gattung ausschliesslich mit sozialen Arten
(S) = Gattung teilweise mit sozialen Arten

Tab. 1: Zoologisches System der Bienen Mitteleuropas – Familien und Gattungen

In Klammern ist für jede Gattung die Anzahl der in der Schweiz bzw. im Schaffhauser Randen sicher nachgewiesenen Arten aufgeführt. Aus (4) und (34).



1 *Andrena florea* (Beinsammler)



2 *Osmia leaiana* (Bauchsammler)

Pollentransporteinrichtungen



3 *Hylaeus punctulatissimus* (Schlucksammler)



4 *Stelis nasuta* (Kuckucksbiene)

Einfacher als das zoologische System in Tab. 1 ist eine Einteilung der einheimischen Bienen nach ihren Pollentransporteinrichtungen (vgl. Fotos 1–4):

Beinsammlerbienen	alle Bienen mit Ausnahme der Megachilidae, gewisser Colletidae und Anthophoridae und der Kuckucksbienen	53 %
Bauchsammlerbienen	alle nichtparasitischen Vertreter der Megachilidae	16 %
Schlucksammlerbienen	Vertreter der Gattungen *Hylaeus* (Colletidae) und *Xylocopa* bzw. *Ceratina* (Anthophoridae)	7%
Kuckucksbienen	mit K bezeichnete Gattungen in der systematischen Übersicht (vgl. Tab. 1)	24 %

Über die Hälfte der einheimischen Bienen gehören zu den *Beinsammlern,* die den Pollen in der bürstenförmigen Behaarung der Hinterbeine zurück in ihre Nester tragen. Die *Bauchsammler,* knapp ein Sechstel unserer Arten, besitzen eine Pollenbürste auf der Unterseite des Hinterleibes. Die *Schlucksammlerbienen,* die nur einen geringen Prozentsatz unter den einheimischen Wildbienen bilden, verschlukken den Pollen beim Sammeln und tragen ihn im Magen in die Nester zurück, wo er ausgewürgt und zusammen mit dem Nektar in den Brutzellen deponiert wird. Die *Kuckucksbienen* schliesslich, die keine Pollentransporteinrichtungen besitzen, verzichten auf Nestbau und Verproviantierungsarbeiten und schmuggeln ihre Eier in Kuckucksmanier in die noch nicht verschlossenen Brutzellen von Nestern anderer Wildbienen. Anstelle der Wirtsbienenlarve entwickelt sich auf dem Nahrungsvorrat die Larve der Kuckucksbiene (vgl. Kap. 8). Fast ein Viertel aller einheimischen Bienenarten haben eine solche schmarotzende Lebensweise angenommen. In den meisten Fällen ist das Verhältnis zwischen Kuckucksbiene und Wirtsbiene streng artspezifisch, d. h., eine bestimmte Kuckucksbienenart lebt jeweils nur bei einer einzigen, seltener bei mehreren, dann aber nah verwandten Wirtsbienenarten.

3. Die Mauerbiene *Osmia spinulosa* – Lebensweise einer ausgewählten Bienenart im Schaffhauser Randen

Osmia spinulosa zählt mit einer Länge von 7–8 mm zu den mittelgrossen Bienen in der einheimischen Fauna. Sie ist eine Bauchsammlerbiene (vgl. Foto 5), die Weibchen besitzen auf der Unterseite ihres Hinterleibes eine auffällig orangerot gefärbte Bauchbürste.

O. spinulosa gehört in unserer Bienenfauna zu den spektakuläreren Arten, da sie ihre Nester obligatorisch in leeren Schneckengehäusen anlegt und in bezug auf ihre Pollenquellen streng spezialisiert ist und nur auf Pflanzen Pollen sammelt, die zur Familie der Korbblütler (Asteraceae) gehören (34). Sie stellt hohe Wärmeansprüche an ihren Lebensraum und ist, wie ein Grossteil der einheimischen Bienen, nur bei guten Witterungsbedingungen, also bei Sonne und entsprechend hohen Temperaturen, aktiv; bei Regen oder bedecktem Himmel erscheint sie gar nicht erst im Freien, bei wechselhaftem Wetter ist die Aktivität reduziert und von längeren inaktiven Phasen unterbrochen.

Lebensraum

Die drei für das Vorkommen von *O. spinulosa* unerlässlichen Elemente, *Schneckengehäuse als Nistplatz, Korbblütler als Pollenquelle, warmes Mikroklima,* schränken die Verbreitung dieser Bienenart im Schaffhauser Randen auf verhältnismässig wenige günstige Stellen ein. Die wichtigsten Lebensräume von *O. spinulosa* im Randen sind gut besonnte, steinige und lückig bewachsene Abhänge und brachliegende Wiesenflächen, wo teilweise individuenreiche Populationen beobachtet werden können. Auf alljährlich geschnittenen Wiesenflächen oder auf anderweitig intensiv genutztem Land findet *O. spinulosa* keine Nistmöglichkeiten, da hier das Angebot an leeren Schneckengehäusen aufgrund der schlechten Verhältnisse für die Gehäuseschnecken zu gering ist.

Lebenszyklus

O. spinulosa ist eine Hochsommerbiene. Sie erscheint im Randen Anfang Juni, wobei die ersten Männchen einige Tage vor den ersten Weibchen auftauchen (Abb. 2). Die Männchen verschwinden bereits Ende Juli, Anfang August wieder, während die Weibchen eine deutlich längere Flugzeit aufweisen; die letzten Weibchen von *O. spinulosa* können im Randen Anfang bis Mitte September beobachtet

werden. Die individuelle Flugzeit der Männchen beträgt im Maximum 5–6 Wochen, die Weibchen werden bedeutend älter und erreichen ein Maximalalter von 10–11 Wochen.

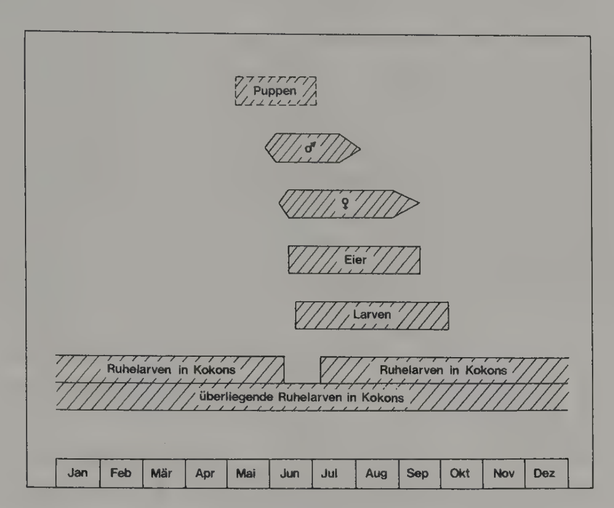


Abb. 2: Lebenszyklus von *Osmia spinulosa* im Schaffhauser Randen
Aus (34).

Gleich nach ihrem Erscheinen beginnen die Weibchen mit den Nestbauarbeiten. Sie bauen und verproviantieren einzeln und ohne Mithilfe von Artgenossen Brutzellen in leeren Schneckengehäusen und legen Eier ab. Aus den Eiern schlüpfen nach wenigen Tagen Larven, die den Pollen-Nektar-Vorrat in den Brutzellen zu verzehren beginnen. Ist der Nahrungsvorrat nach etwa drei Wochen vollständig gefressen, spinnen sich die Larven in ihren Brutzellen einen schützenden Kokon. Es beginnt nun eine lange Ruhephase, in welcher die Bienen als *Ruhelarven* in ihren selbstgesponnenen Kokons in den Schneckengehäusen die kalte Jahreszeit überdauern (vgl. Foto 12). Erst nach der Überwinterung im nächsten Frühling geht die Entwicklung weiter. Die Larven verpuppen sich, und nach einem etwa dreiwöchigen Puppenstadium erfolgt die Verwandlung zum vollentwickelten Insekt. Genau ein Jahr nach der Eiablage, wieder im Juni, schlüpfen die frischen Bienen aus den Nestern aus, und ein neuer Zyklus beginnt.

Wie die grosse Mehrzahl unserer Wildbienen bildet auch *O. spinulosa* nur eine Generation im Jahr aus. Allerdings entwickeln sich nicht alle Ruhelarven bereits im ersten Jahr nach der Überwinterung. Ein gewisser Prozentsatz der Ruhelarven überliegt und durchläuft erst nach der zweiten Überwinterung die Metamorphose zur vollentwickelten Biene. Dieses Phänomen des *Überliegens,* das eine Überlebensstrategie sein dürfte, kennt man von mehreren Wildbienenarten (vgl. Kap. 5).

Nestbau

Die ganze Entwicklung von *O. spinulosa* vom Ei über Larve und Puppe bis zur Imago vollzieht sich in den Brutzellen im Innern von leeren Schneckengehäusen. In der Nacht und während ungünstiger Tagesstunden sind leere Schneckengehäuse gleichzeitig auch Schlafplätze für die Männchen und für Weibchen, die noch kein eigenes Nest begonnen bzw. ein Nest eben fertiggestellt haben.

Für die Anlage der Brutzellen werden im Randen die leeren Schneckengehäuse der Strauchschnecke *(Bradybaena fruticum)*, der Vielfrassschnecke *(Zebrina detrita)* und zweier Schnirkelschneckenarten *(Helicella itala und Helicella obvia)* benutzt (vgl. Fotos 6, 8–13). In den Schneckengehäusen legt das Bienenweibchen jeweils eine bis drei, meist aber zwei Brutzellen an. Öffnet man ein zweizelliges Nest kurz nach seiner Fertigstellung, ergibt sich das in Abb. 3 gezeigte Bild (vgl. Foto 10):

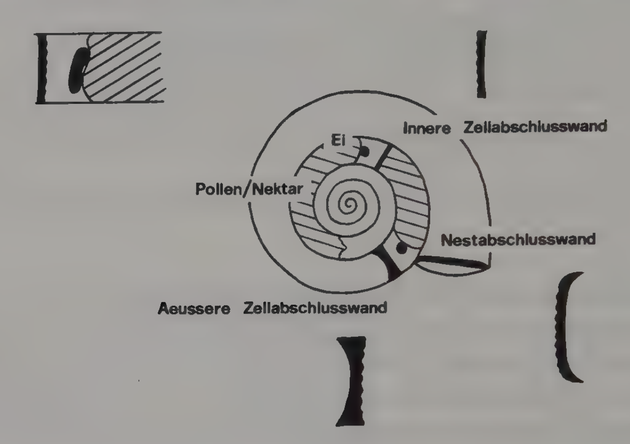


Abb. 3: Innere Struktur eines zweizelligen Nestes von *Osmia spinulosa* in einem Gehäuse von *Bradybaena fruticum* mit Längsschnitten durch die drei Wandtypen und durch den vorderen Zellenbereich mit Ei
Aus (34).

Man erkennt die beiden gegen die Gehäusemündung zu durch Wände begrenzten Brutzellen, die zu je etwa vier Fünfteln mit einem Gemisch aus Pollen und Nektar gefüllt sind, dem Nahrungsvorrat für die Larven. Zwischen Pollen-Nektar-Vorrat und der anschliessenden Trennwand befindet sich ein Hohlraum, in dem die Larve ihre gesamte Entwicklung bis zum vollentwickelten Insekt durchläuft. Auf die zweite Brutzelle folgt ein grosser leerer Zwischenraum, der eine halbe bis eineinhalb Windungen einnimmt. Die Gehäusemündung wird durch eine weitere Wand abgeschlossen. Alle drei Trennwände, die innere und die äussere Zellabschlusswand sowie die Nestabschlusswand, bestehen aus zerkautem

Blattmaterial, dem sog. «*Pflanzenmörtel*». Beim Vergleich der Wanddicken fällt auf, dass die äussere Zellabschlusswand bedeutend dicker und stabiler gebaut ist als die innere Zellabschlusswand und die Nestabschlusswand; sie dürfte in Kombination mit der Nestabschlusswand eine wirksame Barriere gegen Brutparasiten sein.

Der Nestbauzyklus beginnt mit der Suche nach geeigneten Gehäusen (Abb. 4). Hat sich ein Weibchen für ein leeres Schneckengehäuse entschieden, trägt es vorerst einmal Pflanzenmörtel ein. Pflanzenmörtelquellen im Schaffhauser Randen sind die Fiederblättchen des Kleinen Wiesenknopfes *(Sanguisorba minor)* und des Kriechenden Fingerkrautes *(Potentilla reptans)*. Das Pflanzenmaterial wird mit Hilfe der Mandibeln von den Blatträndern abgebissen (vgl. Foto 7) und in Form kleiner rundlicher Klümpchen in den Oberkiefern zum Nest zurücktransportiert. Das Bienenweibchen formt damit auf Höhe der späteren inneren Zellabschlusswand im spindelnahen Randbereich der Windung eine «*Türschwelle*», wodurch die Länge der Brutzelle bereits im voraus festgelegt ist (vgl. Foto 11). Für den Bau dieses schmalen Saumes aus zerkautem Blattmaterial benötigt das Weibchen durchschnittlich fünf Pflanzenmörtelsammelflüge und bei guten äusseren Bedingungen eine Zeit von 20 min. Der Bau von Türschwellen ist für viele *Osmia*-Arten charakteristisch. Türschwellen dürften Markierungen für die Bienenweibchen sein, die eine genaue Bemessung der Menge der einzutragenden Vorräte möglich machen.

Nach Abschluss des Baues der Türschwelle beginnt das Weibchen mit der Versorgung der Brutzelle mit Pollen und Nektar (vgl. Foto 6). Da das Pollensammeln stets mit gleichzeitiger Nektaraufnahme gekoppelt ist, bringt das Weibchen während der Versorgungsphase nach jedem Sammelflug Pollen *und* Nektar mit. Wie bei den Bauchsammlerbienen üblich, deponiert das Weibchen von *O. spinulosa* nach der Rückkehr zuerst kopfvoran den Nektar in der Brutzelle, dreht sich darauf um und streift den Pollen aus der gefüllten Bauchbürste auf den Vorratsballen ab. Im Nestbauzyklus nimmt die Versorgung einer Brutzelle mit Pollen und Nektar den weitaus grössten Zeitanteil ein: 29 Sammelflüge, die im Mittel je 20 min dauern, sind durchschnittlich dafür nötig. Die Biene braucht dazu bei gutem Wetter 12$^1/_2$ Stunden. Da ein «Bienentag» bei optimalen äusseren Bedingungen zwischen 7 und 7$^1/_2$ Stunden, von etwa 11 bis 18.15 Uhr MESZ, dauert, entspricht dies knapp zwei Tagen.

Nach dem letzten Versorgungsflug legt das Weibchen ein Ei auf den Nahrungsvorrat. Unmittelbar nach der Eiablage beginnt es mit dem Sammeln und Eintragen von Pflanzenmörtel: die vorbereitete Türschwelle wird zur inneren Zellabschlusswand eingezogen. Nach dem Bau der inneren Zellabschlusswand bereitet die Biene auf Höhe der späteren äusseren Zellabschlusswand wiederum eine Türschwelle vor, bevor sie mit den Verproviantierungsarbeiten für die zweite Brutzelle beginnt. Für diese zweite Mörtelphase im Nestbauzyklus, Verschluss der ersten

	durchschnittliche Anzahl Flüge	durchschnittlicher Zeitaufwand
leere Gehäuse inspizieren		
Gehäuse auswählen		
Pflanzenmörtel eintragen: Bau der 1. Türschwelle	5 Flüge	20 min
Versorgung der 1. Brutzelle mit Pollen und Nektar	29 Flüge	12 1/2 h
Eiablage		4 min
Pflanzenmörtel eintragen: Verschluss der 1. Türschwelle zu einer inneren Zellabschlusswand und Bau der 2. Türschwelle	12 Flüge	42 min
Versorgung der 2. Brutzelle mit Pollen und Nektar	29 Flüge	12 1/2 h
Eiablage		4 min
Pflanzenmörtel eintragen: Verschluss der 2. Türschwelle zu einer äusseren Zellabschlusswand	32 Flüge	140 min
Pflanzenmörtel eintragen: Bau der Nestabschlusswand	28 Flüge	80 min
Gehäuse drehen, bis Mündung gegen Erdboden gerichtet		1–2 min
Nestabschlusswand kontrollieren und evtl. Schäden mit Pflanzenmörtel ausbessern		

Abb. 4: Abfolge der Nestbauphasen beim Bau eines zweizelligen Nestes von *Osmia spinulosa*

Die angegebenen Zahlen sind Durchschnittswerte und wurden unter optimalen äusseren Bedingungen erhoben. Bedingt durch die hohe Empfindlichkeit von *O. spinulosa* gegenüber ungünstigen Witterungsverhältnissen dauern die einzelnen Nestbauphasen bei schlechten äusseren Bedingungen entsprechend länger. Aus (34).

Türschwelle zu einer inneren Zellabschlusswand und Bau einer nächsten Türschwelle, benötigt *O. spinulosa* durchschnittlich zwölf Flüge und 42 min.

Hat das Bienenweibchen die zweite Zelle des Nestes fertig verproviantiert und bestiftet, wird auf Höhe der zweiten vorbereiteten Türschwelle die äussere Zellabschlusswand gebaut. Für den Bau der auffällig verdickten und randlich gut schliessenden äusseren Zellabschlusswand ist eine entsprechend grosse Anzahl Mörtelflüge und ein grosser zeitlicher Aufwand notwendig. Die Biene benötigt bis zu ihrer Fertigstellung durchschnittlich mehr als zwei Stunden und fliegt über dreissigmal mit Pflanzenmörtel an.

Sobald das Weibchen die äussere Zellabschlusswand fertiggestellt hat, beginnt es ohne zeitlichen Unterbruch mit dem Bau der Nestabschlusswand an der Gehäusemündung (vgl. Foto 8). Der Material- und Zeitaufwand für den Verschluss der Gehäusemündung ist trotz der verhältnismässig grösseren Fläche kleiner als für den Bau der weiter im Gehäuseinnern liegenden äusseren Zellabschlusswand, die zudem bei Mörtelbeginn durch eine Türschwelle bereits ein Stück weit vorbereitet ist. 28 Flüge und rund 80 min sind für den Bau der Nestabschlusswand durchschnittlich nötig. Nach ihrer Fertigstellung ist die Nestabschlusswand, bedingt durch den verwendeten Baustoff, noch auffällig grün, verfärbt sich aber innerhalb weniger Tage zu einem schmutzigen Dunkelbraun. Diese Farbänderung hat einen Naturforscher, der Anfang unseres Jahrhunderts in einer kurzen Notiz erstmals über den Nestbau von *O. spinulosa* berichtete, zu dem irrtümlichen Schluss verleitet, dass die Nester von *O. spinulosa* mit Schafskot oder Hasenmist verschlossen würden (20).

Nach Fertigstellung der Nestabschlusswand kriecht das Weibchen kopfvoran mit der Körperunterseite nach oben unter das fertige Nest, benutzt die Oberseite von Brust und Hinterleib als Widerlager und dreht das Schneckengehäuse mit Hilfe der Beine derart, dass die Gehäusemündung mit der Nestabschlusswand direkt gegen den Erdboden gerichtet und so vor Witterungseinflüssen geschützt ist (vgl. Foto 9).

Das Drehen des fertigen Nestes bedeutet gleichzeitig den Abschluss des Nestbauzyklus. Unmittelbar danach beginnt das Bienenweibchen, auf der Suche nach günstigen neuen Neststandorten leere Schneckengehäuse zu inspizieren.

Für den Bau eines zweizelligen Nestes braucht *O. spinulosa* unter guten äusseren Bedingungen insgesamt rund 31 Stunden, was bei andauernd schönem Wetter etwa 4,3 «Bienentagen» entspricht.

Die Weibchen von *O. spinulosa* versorgen in ihrem Leben im günstigen Fall etwa 15–20 Brutzellen. Sie füllen während ihrer Flugzeit somit ungefähr zehn Schneckenhäuser mit Brutzellen.

Die Weibchen inspizieren die Nestabschlusswände der fertigen Nester auch nach ihrer Fertigstellung und lange nach Baubeginn neuer Nester und bessern ge-

gebenenfalls Löcher und Spalten mit neu herbeigebrachtem Pflanzenmörtel aus. Die maximale Zeitspanne zwischen der Fertigstellung eines Nestes und der letzten Ausbesserung der experimentell beschädigten Abschlusswand betrug 29 Tage. Dieses Verhalten dürfte im Zusammenhang mit dem Schutz der Nachkommen vor Brutparasiten stehen.

Brutparasiten

O. spinulosa hat einen artspezifischen Bienenparasiten. Die Kuckucksbiene *Stelis odontopyga* entwickelt sich als Brutschmarotzer ausschliesslich in ihren Nestern (9). Das *Stelis*-Weibchen schmuggelt sein Ei bei einer kurzfristigen Abwesenheit der Nestbesitzerin in eine noch nicht verschlossene Brutzelle des Wirtsnestes. Die Larve der Kuckucksbiene schlüpft eher aus dem Ei als die von *O. spinulosa,* saugt das Wirtsei oder die frisch geschlüpfte Wirtslarve aus und beginnt danach, den fremden Futtervorrat zu verzehren. In der Brutzelle entwickelt sich anstelle der *O. spinulosa*-Larve die Larve von *S. odontopyga.* Im Schaffhauser Randen kommt *S. odontopyga* allerdings nicht vor. Ihr Fehlen ist möglicherweise auf klimatische Faktoren zurückzuführen. Die nächsten bekannten Vorkommen des artspezifischen Bienenparasiten von *O. spinulosa* liegen in Baden-Württemberg und im Wallis (52,4).

Trotz des Fehlens von *S. odontopyga* im Randen wird *O. spinulosa* von Brutparasiten nicht verschont. Die wichtigsten Schmarotzer sind hier allerdings keine Bienen, sondern Vertreter aus anderen Insektengruppen, nämlich der Trauerschweber *Anthrax aethiops,* der zu den Zweiflüglern und damit in die Verwandtschaft der Fliegen und Mücken gehört, und zwei winzige Schlupfwespenarten. Das Trauerschweberweibchen schleudert im Schwebeflug sein Ei in die Gehäusemündung eines im Bau befindlichen Nestes von *O. spinulosa* (vgl. Foto 13). Nach dem Schlüpfen kriecht die kleine Fliegenlarve in die noch nicht verschlossene Brutzelle, wartet, bis die Wirtslarve geschlüpft ist und den Futtervorrat aufgezehrt hat, und lässt sich danach in ihren Kokon mit einspinnen. Erst nachdem ihr Opfer seinen Kokon fertig gesponnen hat, beginnt die Trauerschweberlarve, die ausgewachsene Bienenlarve auszusaugen. Im Schutz des fremden Kokons verpuppt sich die Fliegenlarve und schlüpft im nächsten Frühsommer als Vollinsekt aus der Brutzelle aus.

Ebensowenig interessiert am eingetragenen Pollen-Nektar-Vorrat wie der Trauerschweber, als vielmehr an den Bienenlarven selbst, sind auch die beiden Schlupfwespenarten, die im Randen die Brutzellen von *O. spinulosa* befallen. Bedingt durch ihre winzige Grösse können sich in einer einzigen Brutzelle mehrere Dutzend Schlupfwespen entwickeln.

Wie stark *O. spinulosa* unter den verschiedenen Brutparasiten zu leiden hat, belegt das folgende Zahlenbeispiel. Von den 101 gezüchteten Zellen aus 60 verschiedenen Nestern von *O. spinulosa* aus dem Schaffhauser Randen waren nicht weniger als 45 Zellen parasitiert oder verpilzt, in 31 Zellen starben Eier oder Larven aus unbekannten Gründen vorzeitig ab und nur aus 12 Zellen schlüpften Bienen von *O. spinulosa* aus. In den restlichen 13 Zellen wurden überliegende Ruhelarven von *O. spinulosa* festgestellt, die für ihre Entwicklung ein zusätzliches Jahr brauchen.

Blütenbesuch

In bezug auf das *Pollensammeln ist O. spinulosa* eine streng spezialisierte Bienenart. Die Weibchen von *O. spinulosa* sammeln den Pollen für die Larven nicht wahllos auf allen möglichen Pflanzen, sondern ausschliesslich auf Vertretern der Pflanzenfamilie der Korbblütler (Asteraceae). Die Pollenvorräte in den Brutzellen bestehen jeweils zu hundert Prozent aus Korbblütlerpollen (vgl. Abb. 29 in Kap. 9). Innerhalb der Korbblütler ist allerdings keine deutliche Bevorzugung bestimmter Gruppen zu beobachten. Die wichtigsten Pollenquellen im Randen sind zu Beginn der Flugzeit von *O. spinulosa* das Bitterkraut *(Picris hieracioides)* und die Wiesen-Flockenblume *(Centaurea jacea)*, später im Jahr das Ochsenauge *(Buphthalmum salicifolium)* und im Spätsommer das Raukenblättrige Greiskraut *(Senecio erucifolius)* und die Herbst-Aster *(Aster amellus)*.

Das besuchte Blütenspektrum beim *Nektarerwerb* ist grösser und umfasst neben verschiedenen Korbblütlerarten, die gleichzeitig Pollenlieferanten sind, auch Vertreter aus anderen Pflanzenfamilien. So wurden nektarsaugende Männchen und Weibchen von *O. spinulosa* nicht nur auf Korbblütlern beobachtet, sondern auch auf dem Knolligen Hahnenfuss *(Ranunculus bulbosus)* und der Acker-Witwenblume *(Knautia arvensis)*, die zu den Familien Hahnenfussgewächse (Ranunculaceae) bzw. Kardengewächse (Dipsacaceae) gehören. Es bestätigt sich hier die bei spezialisierten Bienen bereits mehrfach gemachte Feststellung, dass die Spezialisierung im allgemeinen auf die Pollenquellen beschränkt bleibt, während das Spektrum der für die Nektaraufnahme besuchten Pflanzen weiter ist (vgl. Kap. 9).

Paarungsstrategie der Männchen

Die Weibchen von *O. spinulosa* sind während ihrer ganzen 10–11 Wochen dauernden Flugzeit mit Nestbau und Verproviantierungsarbeiten beschäftigt. Die *O. spinulosa*-Männchen beteiligen sich nie an der Brutfürsorge, sondern suchen während ihres 5–6 Wochen dauernden Lebens als geflügelte Insekten unaufhörlich nach paarungswilligen Weibchen. Sie besetzen dazu kleine Flugareale, an denen sie über Wochen hinweg festhalten (Abb. 5).

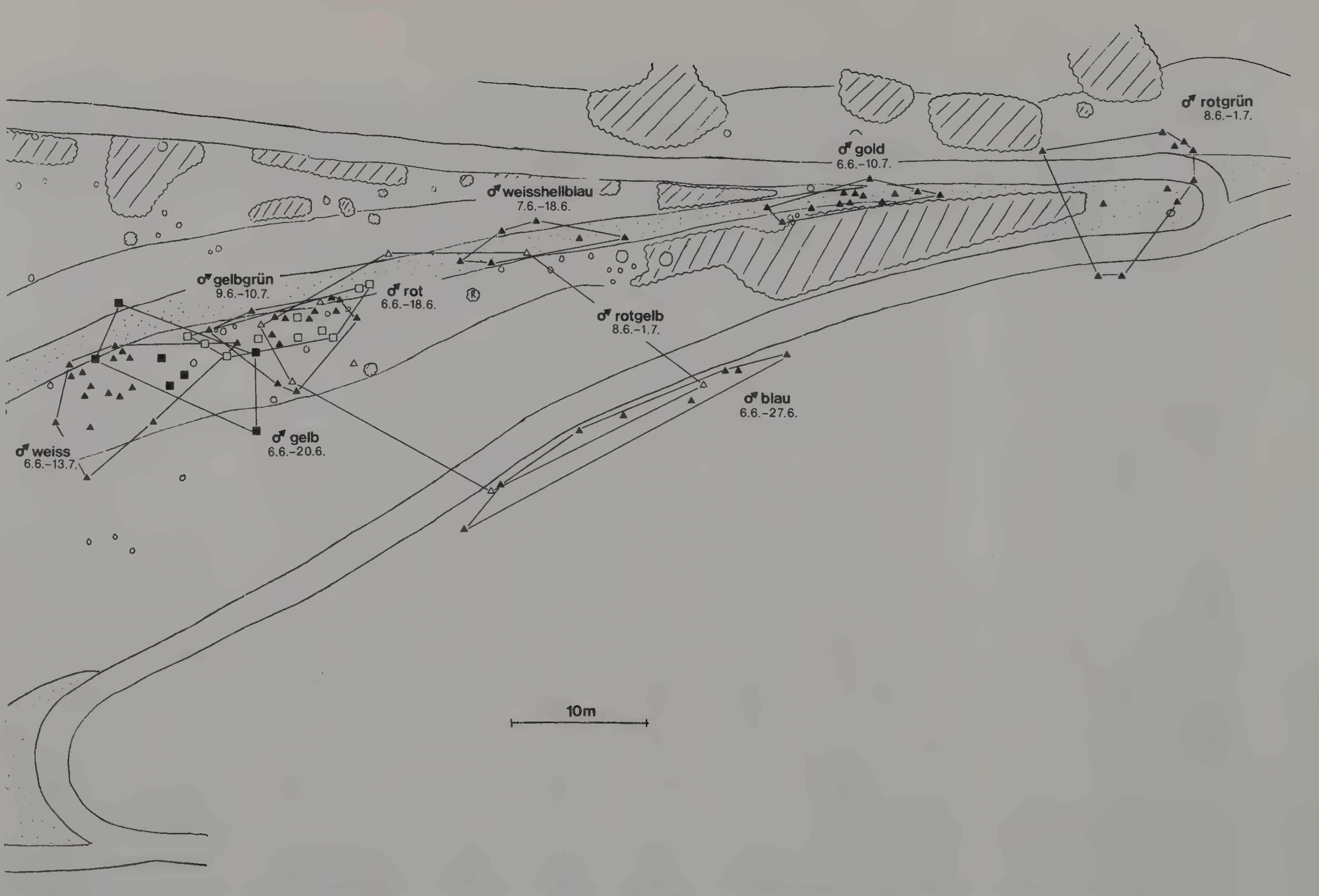


Abb. 5: Flugareale von individuell markierten Männchen von *Osmia spinulosa* im Untersuchungsgebiet Gräte (Merishausen) und die Dauer ihrer Besetzung Aus (34).

Innerhalb der Flugareale kommt es zur Ausbildung von Flugbahnen (Abb. 6). Anflugspunkte entlang der Flugbahnen sind die Blüten der Pollen- und Nektarquellen der Weibchen, also verschiedene Korbblütler sowie Knolliger Hahnenfuss und Acker-Witwenblume. Die Männchen patrouillieren auf diesen Bahnen bei guten äusseren Bedingungen unermüdlich während Stunden. Sie kontrollieren die Anflugspunkte im Flug, wobei sie jeweils vor jedem Blütenkopf kurz ihre Fluggeschwindigkeit drosseln, um gleich darauf wieder in gewohnter Schnelligkeit den nächsten Anflugspunkt anzusteuern. Auf jedem Durchflug, der in der Regel zwischen einer und zwei Minuten dauert, wird meist einmal für wenige Sekunden an bestimmten Stellen am Erdboden eine Flugpause eingelegt. Wie Abb. 6 zeigt, bleibt der Verlauf einer Flugbahn nicht über eine lange Zeit konstant, sondern unterliegt in kurzfristigen Abständen dauernd leichten Veränderungen.

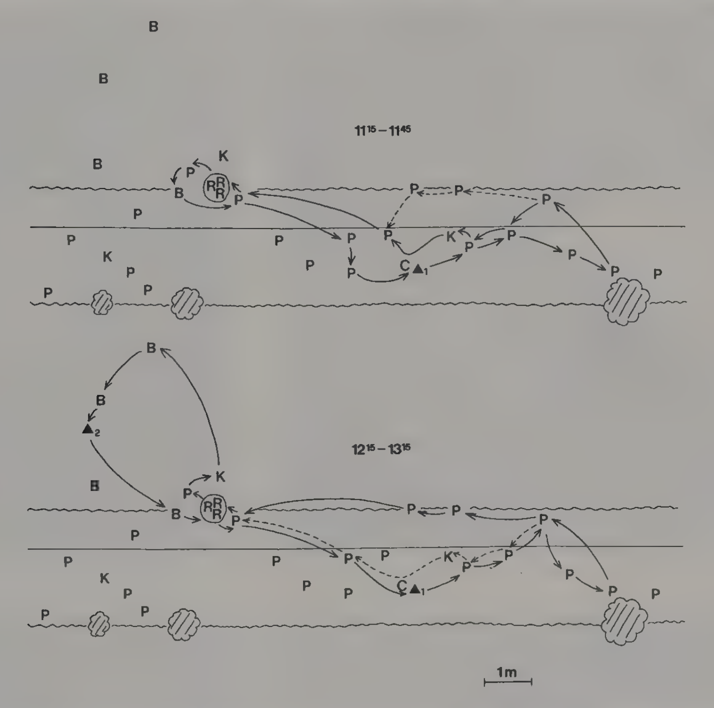


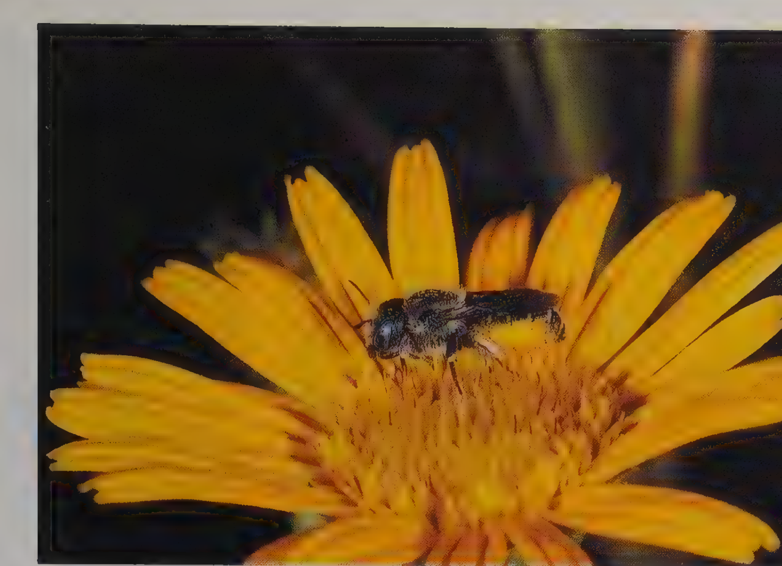
Abb. 6: Flugbahn eines markierten Männchens von *Osmia spinulosa* am 18. Juni 1989 zu zwei verschiedenen Zeitpunkten

Ein anfänglich nur sporadisch beflogener Bahnteil wurde zu einem konstant kontrollierten Bahnabschnitt, während ein ehemals regelmässig abpatrouilliertes Wegstück nur mehr ganz unregelmässig abgeflogen wurde. Ab 12.15 Uhr wurde eine zusätzliche Flugschleife neu kontrolliert und ein zweiter Rastplatz benutzt. Die beiden Rastplätze wurden je einmal pro Durchflug aufgesucht.
Erläuterungen: B = Ochsenauge; C = Wiesen-Flockenblume; K = Acker-Witwenblume; P = Bitterkraut; R = Knolliger Hahnenfuss; Dreieck = Rastplatz am Erdboden; ausgezogene Pfeile = regelmässig durchflogene Bahnabschnitte; gestrichelte Pfeile = nur sporadisch durchflogene Bahnabschnitte. Aus (34).

Die Flugareale der Männchen überlappen sich teilweise beträchtlich. Die Flugbahnen können sich kreuzen, und bestimmte Anflugspunkte werden bei hoher Männchendichte regelmässig von zwei oder mehreren gleichzeitig bahnfliegenden Männchen in ihre sonst unterschiedlich verlaufenden Flugbahnen eingebaut. Flugareale und Flugbahnen werden nicht gegen artgleiche Männchen verteidigt. Es werden auch keine Markierungen aus Drüsensekreten an bestimmten Strukturen angebracht, wie dies von anderen Bienenarten bekannt ist (vgl. Kap. 10). Die *O. spinulosa*-Männchen besitzen also keine Territorien.

Entlang der Flugbahnen, hauptsächlich an den Anflugspunkten, stürzen sich die Männchen auf arteigene Weibchen, sobald sie diese entdeckt haben. Die Weibchen werden ergriffen, und es kommt zu Kopulationsversuchen seitens der Männchen. Allerdings sind die Männchen nur selten erfolgreich, denn die Weibchen widersetzen sich in der Regel den Paarungsversuchen. In ihrem Leben verpaaren sich die Weibchen nämlich nur ein einziges Mal, und dies gleich nach dem Ausschlüpfen aus den Brutzellen; nachfolgende Paarungsversuche durch die Männchen werden abgewehrt. So kommen nur Männchen, die auf ein frisch geschlüpftes Weibchen treffen, zur Paarung.

Die Mauerbiene
Osmia spinulosa I



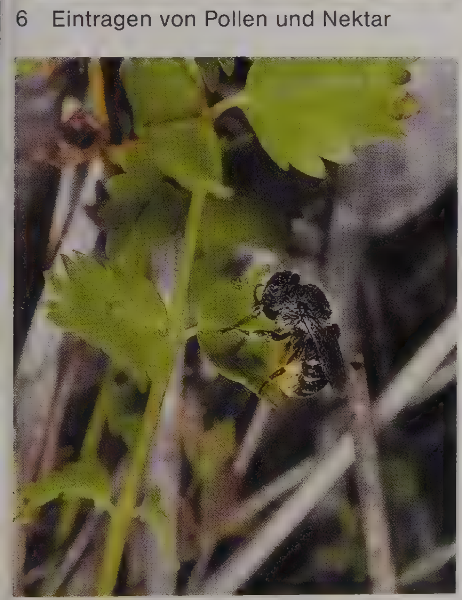
5 *Osmia spinulosa*



6 Eintragen von Pollen und Nektar



8 Bau der Nestabschlusswand



7 Sammeln von Pflanzenmörtel



9 Drehen des fertigen Nestes



10 Geöffnetes zweizelliges Nest mit Eiern



11 Türschwelle



12 Geöffnetes zweizelliges Nest mit Ruhelarven



13 *Anthrax aethiops*

Die Mauerbiene
Osmia spinulosa II

4. Lebensräume der Wildbienen

Die Lebensräume der einheimischen Wildbienen sind äusserst vielgestaltig. Es ist kaum möglich, sie hier auf kleinem Raum erschöpfend zu behandeln, denn jede einzelne der rund 600 mitteleuropäischen Bienenarten unterscheidet sich in ihren Lebensraumansprüchen von anderen Arten. Dieses Kapitel soll deshalb nur allgemein gehalten werden.

Grundsätzlich müssen vier Voraussetzungen für das Vorkommen einer bestimmten Wildbienenart in einem Gebiet erfüllt sein (52):

– *Klimatische Verhältnisse*

Die Wildbienen sind grundsätzlich wärmeliebende Insekten, die nur bei Sonne und entsprechend hohen Temperaturen aktiv sind. In bezug auf ihre Wärmeansprüche gibt es zwischen den Arten aber weite Abstufungen: während für die einen nur an extrem heissen, trockenen und südexponierten Abhängen die klimatischen Voraussetzungen für ihr Vorkommen erfüllt sind, leben andere eher an mässig kühlen und feuchteren Stellen. Wieder andere zeigen eine nur geringe Empfindlichkeit gegenüber den Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen und besiedeln sowohl trockenwarme als auch eher feucht-kühle Lebensräume.

– *Nistplatz*

Die verschiedenen Wildbienenarten besitzen arttypische und artkonstante Nistweisen und legen ihre Brutzellen nur an ganz bestimmten Stellen an (vgl. Kap. 6). Nur wenn die entsprechenden Nistplätze vorhanden sind, kann mit dem Auftreten der betreffenden Arten gerechnet werden. Die Kukkucksbienen (vgl. Kap. 8) sind über die Lebensraumansprüche ihrer Wirte indirekt ebenfalls von bestimmten Nistplätzen abhängig. Sie können nur dort vorkommen, wo ihre meist artspezifischen Wirtsbienen Nistmöglichkeiten finden.

– *Nestbaumaterialien*

Zahlreiche Wildbienenarten brauchen für den Bau von Nestern und Brutzellen bestimmte Fremdmaterialien wie Harz, Blätter, Erde und Steinchen u. ä. (vgl. Kap. 6). Bei ihrem Fehlen können sie nicht auf andere Baustoffe zurückgreifen.

– *Nahrungspflanzen*

Für den eigenen Nahrungsbedarf und für die Ernährung der Larven müssen die Lebensräume der Wildbienen ein genügend hohes Angebot an blühenden Pflanzen enthalten. Für die Nahrungsspezialisten unter den Wildbienen ist das Vorhandensein der spezifischen Pollen- und Nektarquellen in ausreichender Menge entscheidend (vgl. Kap. 9). Auf andere Nahrungspflanzen können diese spezialisierten Arten höchstens kurzzeitig und nur in begrenztem Umfang ausweichen.

Erst wenn in einem Lebensraum die aufgeführten vier Elemente *in Kombination* nebeneinander vorliegen, ist die Voraussetzung für das Vorkommen einer bestimmten Bienenart gegeben.

Häufig decken sich Nist- und Nahrungsräume räumlich. So bieten z. B. blühende Brombeerhecken neben ausreichender Nahrung gleichzeitig auch Nistgelegenheiten in Form von dürren, abgebrochenen Ranken für verschiedene Mas-

kenbienen *(Hylaeus)*. Oder auf lückig bewachsenen Wiesen sind zugleich genügend Nahrungsquellen wie günstige Bodenstellen für die Nestanlage von Sandbienen *(Andrena)*, Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)* und anderen Bodennistern vorhanden.

Wie die folgenden beiden Beispiele zeigen, liegen die benötigten Elemente aber nicht selten auch örtlich getrennt vor. In diesem Fall setzt sich der Lebensraum einer Wildbiene aus mehreren Teillebensräumen zusammen:

Der Lebensraum der im Schaffhauser Randen bisher nur an wenigen Stellen nachgewiesenen Mauerbiene *Osmia ravouxi* besteht häufig aus den drei räumlich getrennten Teillebensräumen «Steinschutthalde», «unversiegelter Feldweg» und «Halbtrockenrasen». In der Steinschutthalde baut *O. ravouxi* in kantigen Vertiefungen von Felsblöcken mit Steinchen und lehmigem Mörtel Freinester aus 2–8 Brutzellen (vgl. Foto 14). Das Baumaterial für den Bau der Brutzellen und für den Endverputz sammelt die Mauerbiene auf einem nahe gelegenen ungeteerten Feldweg. Der benachbarte Halbtrockenrasen schliesslich ist der Nahrungsraum für *O. ravouxi;* hier sammelt sie als Schmetterlingsblütlerspezialistin bevorzugt auf den Blüten des Hornklees *(Lotus corniculatus)* Pollen und Nektar für die Versorgung der Brutzellen (52).

Die auch in der Nordschweiz vorkommende Mauerbiene *Osmia adunca* ist eine streng auf Natternkopf *(Echium vulgare)* spezialisierte Art (52). Doch die schönste Ruderalflur mit grossen *Echium*-Beständen nützt dieser Mauerbiene nichts, findet sie nicht in der Nähe, z. B. an einem nahen Waldrand oder an einem benachbarten Holzschuppen, geeignete Nistplätze in Form von Insektenfrassgängen in Totholz (vgl. Fotos 15 und 16).

Trotz der komplexen und von Art zu Art unterschiedlichen Ansprüche der Wildbienen an ihre Lebensräume können drei wichtige Faktoren herausgeschält werden, die einen hohen Artenreichtum an Wildbienen bedingen:

- *gute Besonnung*
- *hohes Blütenangebot über die gesamte Vegetationsperiode hinweg*
- *hohes kleinräumiges Angebot an den unterschiedlichsten Kleinstrukturen* (Fels- und Totholzstrukturen; nackte Bodenstellen in lückiger Vegetation, an Abbruchstellen, entlang ungeteerter Feldwege; Schneckengehäuse; dürre, markhaltige oder hohle Pflanzenstengel in Gebüschen, Brombeerhecken oder auf kleinen Brachflächen; Trockenmäuerchen usw.)

Wildbienenreiche Lebensräume, die sich häufig durch die genannten Faktoren auszeichnen, sind extensiv genutzte Wiesen wie einschürige Halbtrockenrasen und zweischürige Glatthaferwiesen, breite Wald- und Heckensäume, Kahlschläge mit Naturverjüngung, Flussauen, Sand-, Kies- und Lehmgruben, Ruderal- und Segetalfluren, Naturgärten, kleinräumig strukturierte Rebberge, Obstgärten mit extensiver Wiesennutzung, Fels- und Abwitterungshalden, Brachflächen, breite und blütenreiche Wegränder usw.

Geschlossene Wälder und Feuchtgebiete sind wildbienenarme Lebensräume. Als charakteristische Bewohner des Offenlandes lieben die Wildbienen Sonne, Wärme und Trockenheit. Entsprechend dringen nur wenige Bienenarten in das In-

nere von Wäldern vor, und auch dort trifft man sie vorwiegend an sonnigen Stellen wie in Bestandeslücken und auf Waldwegen an. In Feuchtgebieten leben nur einige Spezialisten, die aufgrund einer Nahrungsspezialisierung, z. B. auf Gilbweiderich *(Lysimachia),* oder einer Nistplatzvorliebe, z. B. Schilfgallen, an Feuchtgebiete gebunden sind (vgl. Kap. 6 und 9).

5. Lebenszyklen der Wildbienen

Die meisten einheimischen Wildbienen bilden nur eine Generation im Jahr aus und durchlaufen innerhalb eines Jahres einen vollständigen Entwicklungszyklus *(univoltine Arten).*

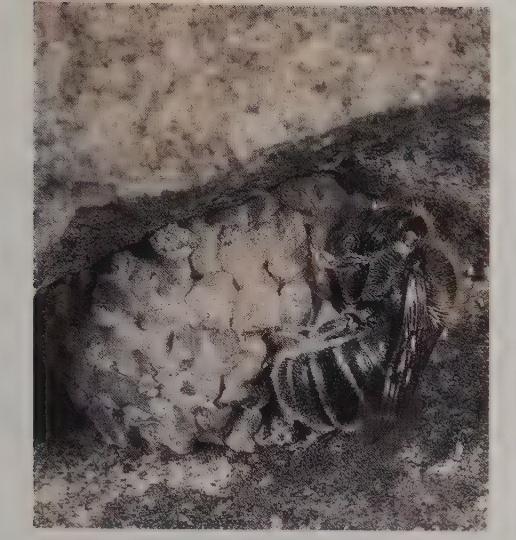
In bestimmten Gattungen *(Hylaeus, Andrena, Coelioxys, Osmia, Megachile, Nomada, Bombus)* gibt es einzelne Arten, bei denen zwei Generationen im Jahr vorkommen, eine Frühjahrs- und eine Sommergeneration *(bivoltine Arten),* wobei die zweite Generation häufig nur partiell in langen und heissen Sommern auftritt.

Innerhalb der Familie der Megachilidae sind einige Arten der Gattungen *Anthidium, Heriades, Osmia* und *Megachile* bekannt, die eine teilweise zweijährige Entwicklung besitzen *(partivoltine Arten).* Bei diesen partivoltinen Arten durchlaufen nicht alle Individuen einer Population bereits nach der ersten Überwinterung die Metamorphose zum vollentwickelten Insekt, sondern ein gewisser Prozentsatz der Ruhestadien überwintert ein zweites Mal und schlüpft erst nach zwei Jahren aus den Brutzellen. Der Prozentsatz an solchen «Überliegern» ist von Art zu Art verschieden und variiert bei den untersuchten partivoltinen Arten zwischen 1 % und 60 % (11, 34, 47). Der Partivoltinismus dürfte eine Überlebensstrategie sein. Durch das Zurückhalten einer «eisernen Reserve» können Populationseinbrüche ausgeglichen werden, die beispielsweise durch Schlechtwetterperioden während der meist nur wenige Wochen dauernden Flugzeit der Bienen oder durch einen hohen Parasitendruck verursacht werden.

Die Wildbienen überwintern meist im Stadium der *Ruhelarve* in den Brutzellen der Nester. Als Ruhelarven oder Vorpuppen werden Larven bezeichnet, die den gesamten Nahrungsvorrat in den Brutzellen verzehrt und sich ihrer Exkremente vollständig entledigt haben. Erst nach der Überwinterung wird die durch einen stark herabgesetzten Stoffwechsel gekennzeichnete Entwicklungsruhe (Diapause) gebrochen, die Ruhelarven verpuppen sich und machen im Innern der Brutzellen die Metamorphose zum geflügelten Vollinsekt durch, bevor sie die Nester verlassen und einen neuen Zyklus beginnen.

Verhältnismässig wenige Bienenarten überdauern den Winter als vollentwickelte Insekten *(Imagines)* in den Brutzellen. Eine solche Imaginaldiapause ist charakteristisch für jene Arten, die bereits früh im Jahr fliegen und schon an den ersten warmen Frühlingstagen bereit sein müssen, die Nester zu verlassen.

Etwas abweichend sind die Verhältnisse bei den meisten Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)* und Blutbienen *(Sphecodes),* bei den Holz- *(Xylocopa)* und Keulhornbienen *(Ceratina)* sowie bei den Hummeln *(Bombus)* und Schmarotzerhummeln *(Psithyrus).* Hier schlüpfen die vollentwickelten Bienen noch im Sommer



14 *Osmia ravouxi*



16 *Osmia adunca*



17 *Ceratina cyanea*



15 *Osmia adunca*

oder Herbst aus den Brutzellen der Nester aus. Bei den Furchenbienen, Blutbienen, Hummeln und Schmarotzerhummeln kommt es anschliessend zur Paarung. Die begatteten Weibchen überwintern meist einzeln an geschützten Stellen und beginnen erst nach der Überwinterung mit dem Brutgeschäft, während die Männchen der genannten Gruppen noch im Herbst sterben. Die Holz- und Keulhornbienen überwintern in beiden Geschlechtern oft in kleinen oder grösseren Gemeinschaften in verschiedenen Hohlräumen wie hohlen Pflanzenstengeln und Gängen in Holz oder Steilwänden (vgl. Foto 17) und verpaaren sich erst im folgenden Frühjahr.

Die Wildbienen leben als geflügelte Insekten nur wenige Wochen lang, wobei die Männchen mit etwa 3–6 Wochen eine meist kürzere Flugzeit aufweisen als die Weibchen, die ein Alter von 5–11 Wochen erreichen können (34, 52). Länger, nämlich 12–15 Monate, leben die Königinnen in den Staaten der Hummeln *(Bombus)* und gewisser Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)*. Auch hier wird, wie bei der überwiegenden Mehrheit der solitären Arten, der gesamte Lebenszyklus der Art innerhalb eines Jahres vollendet. In der mitteleuropäischen Wildbienenfauna besitzt einzig *Lasioglossum marginatum* einen mehrjährigen Entwicklungszyklus (vgl. Kap. 7). Mit einer 5–6 Jahre dauernden Imaginalperiode erreicht die Königin von *L. marginatum* ein Alter, das mit dem einer Honigbienenkönigin vergleichbar ist.

Eine längere Flugzeit weisen auch die Weibchen solitärer Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)* sowie die Holzbienen *(Xylocopa)* und Keulhornbienen *(Ceratina)* auf, welche noch im Spätsommer oder Herbst aus ihren Brutzellen schlüpfen und den Winter als Imagines an geschützten Stellen verbringen (vgl. oben).

Aufgrund ihrer meist nur wenige Wochen dauernden Flugzeit besitzen die verschiedenen Bienenarten charakteristische und artkonstante Erscheinungszeiten. Entsprechend kann man bei den solitären Bienen Frühlings- (März, April), Frühsommer- (Mai, Juni, Juli) und Spätsommerarten (August, September) unterscheiden. Die sozialen Arten treten häufig während eines Grossteils des Sommerhalbjahres auf.

Bei den meisten Bienen schlüpfen die Männchen einige Tage vor den Weibchen *(Proterandrie)*, bei vielen Wollbienen *(Anthidium)* sind dagegen die Weibchen das zuerst erscheinende Geschlecht *(Proterogynie)*. Das zeitlich leicht versetzte Erscheinen der beiden Geschlechter ist vermutlich im Zusammenhang mit den unterschiedlichen Paarungssystemen der Bienen zu sehen (vgl. Kap. 10).

Ebenfalls im Zusammenhang mit der Proterandrie bzw. Proterogynie dürfte auch die meist festgelegte Reihenfolge der Geschlechter im Innern linearer, mehrzelliger Nester stehen (Abb. 7). Bei den proterandrischen Arten entwickeln sich in linearen Nestern in den hinteren, d. h. eingangsferneren Zellen in der Regel Weib-

chen, in den vorderen dagegen Männchen (11, 27). Wie zu erwarten ist, sind die Verhältnisse bei den proterogynen Wollbienen genau umgekehrt (35).

Abb. 7: Die Anordnung männlicher und weiblicher Brutzellen in den linearen Nestern von proterandrischen (a) bzw. proterogynen (b) Bienenarten

Diese gezielte Anordnung von männlichen und weiblichen Zellen ist dank der Fähigkeit der Bienenweibchen möglich, das Geschlecht der Nachkommen bei der Eiablage zu bestimmen: *aus befruchteten Eiern entwickeln sich Weibchen, aus unbefruchteten dagegen Männchen.* Diese Art der Geschlechtsbestimmung (Haplodiploidie) ist charakteristisch für alle Hautflügler (Hymenoptera).

6. Nestbau der Wildbienen

Grundelemente der Wildbienennester sind durch Trennwände voneinander abgegrenzte Kammern, die sogenannten *Brutzellen* (Abb. 8). Je nach Bienenart bestehen die Trennwände aus Erde, zerkautem Blattmaterial, Pflanzenharz, Mark- und Holzpartikeln oder Drüsensekreten.

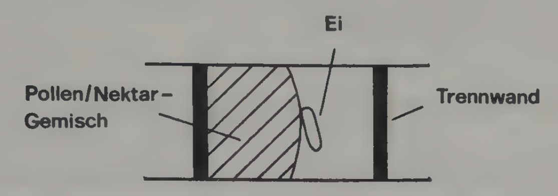


Abb. 8: Schema einer Wildbienenbrutzelle

In jede Zelle trägt das Bienenweibchen Pollen und Nektar, seltener Pollen und Blütenöl ein, legt nach Abschluss der Verproviantierungsarbeiten ein einziges Ei auf den Nahrungsvorrat, der für die gesamte Entwicklung einer Biene ausreicht, und verschliesst die Zelle. Mit dem Bau einer neuen Brutzelle wird in der Regel erst dann begonnen, wenn die alte fertig verproviantiert, bestiftet und verschlossen ist. In der Brutzelle verläuft meist innerhalb eines Jahres die gesamte Entwicklung einer Biene vom Ei über Larve und Puppe bis zur Imago. Das Überwinterungsstadium ist im allgemeinen die Larve, bei früh im Jahr fliegenden Arten aber häufig die Imago. Die nestbauenden Weibchen sterben normalerweise lange vor dem Schlüpfen ihrer Nachkommen und kommen nicht in Kontakt mit Söhnen und Töchtern.

Innerhalb einer Brutzelle entwickelt sich meist nur eine Biene. Ausnahmen sind alle Hummeln *(Bombus),* bei denen jeweils mehrere Larven in einer gemeinsamen Brutzelle fressen, die laufend vergrössert wird (vgl. Kap. 7), und die Mauerbiene *Osmia brevicornis,* bei welcher das Weibchen mehrere Eier in einen grossen, pollengefüllten Hohlraum, z. B. in einen Käferfrassgang in Altholz, legt (11).

Die Nester der Wildbienen, die aus einzelnen oder zu mehreren gruppierten Brutzellen bestehen, werden auf eine für jede Bienenart charakteristische Weise an bestimmten Stellen angelegt. Folgende Nistweisen können bei den einheimischen Arten unterschieden werden:

Die angegebenen Prozentzahlen sind Schätzungen und beziehen sich auf die Bienenfauna der Schweiz

(1) Selbstgegrabene Nester im Erdboden oder in Steilwänden	*48 %*
(2) Selbstgenagte Nester im Mark dürrer Pflanzenstengel oder in Morschholz	*4,5 %*

(3) Nester in Hohlräumen (Käferfrassgänge in Altholz, hohle Pflanzenstengel; Erd-, Fels- und Mauerspalten, Hohlräume unter Steinen; Pflanzengallen; leere Schneckengehäuse) 17 %
(4) Freinester aus Pflanzenharz oder mineralischem Mörtel an einem Substrat 1,5 %
(5) Nester aus Wachszellen in grösseren Hohlräumen 5 %
(6) Keine Nester, schmarotzende Lebensweise 24 %

Die verschiedenen Nistweisen der mitteleuropäischen Bienen sind im folgenden an wenigen Beispielen illustriert.

(1) Selbstgegrabene Nester im Erdboden oder in Steilwänden

Knapp die Hälfte aller einheimischen Bienenarten nisten in selbstgegrabenen Gängen im Erdboden oder in Steilwänden (vgl. Fotos 19 und 20). Durch die Ausschachtungsarbeiten während des Nest- und Brutzellenbaues häufen sich rund um die Nesteingänge kleine Hügel aus Erde an, die ein charakteristisches Erkennungsmerkmal für Bienennester im Erdboden sind (vgl. Foto 18). Meist werden die Erdhügel allerdings im Lauf der Zeit durch Wind und Regen ganz oder teilweise wieder abgetragen.

Trotz der scheinbar einheitlichen Nistweise der bodengrabenden Bienen gibt es zahlreiche Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen und Arten in bezug auf die *Nestarchitektur* und die *Nistplatzwahl.*

Die Brutzellen liegen je nach Bienenart wenige Zentimeter bis über einen halben Meter tief im Erdboden. Sie werden entweder linienförmig hintereinander in einem oder wenigen sich verzweigenden Gängen angelegt, befinden sich einzeln am Ende von kurzen oder längeren Seitengängen, welche von einem Hauptgang abzweigen, oder sind zu mehreren in einer Grabwabe angeordnet (Abb. 9).

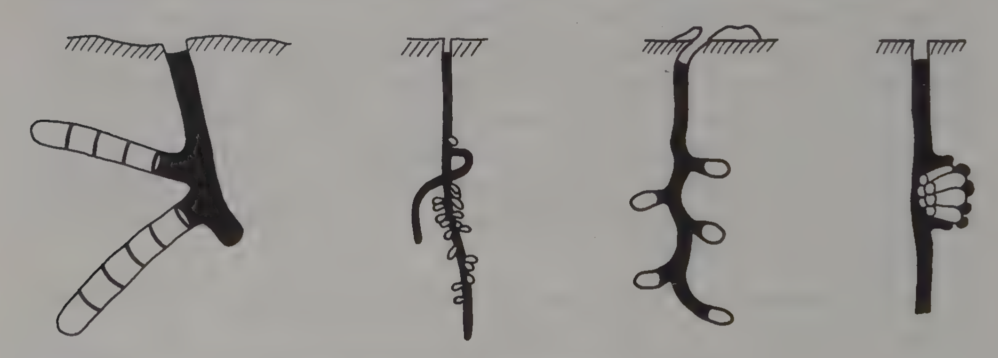


Abb. 9: Verschiedene Bautypen von Bodennestern
Aus (25) und (38), verändert.

Während gewisse Arten offene oder nur lückig bewachsene Bodenstellen besiedeln, nisten andere im Schutz einer dichteren Vegetationsdecke. Die einen schachten ihre Nester nur im Sandboden, andere wiederum nur in Löss oder Lehm aus, während eine dritte Gruppe keine deutliche Bevorzugung bestimmter Bodensubstrate erkennen lässt. Gewisse Bienenarten bauen bevorzugt in Steilwänden, andere nur in horizontalen oder schwach geneigten Flächen. Für viele Bodennister sind Nestaggregationen charakteristisch, während andere Arten einzeln nisten.

Unter den mitteleuropäischen Bienen sind die Vertreter der folgenden Gattungen fast ausnahmslos grabende Bodennister: *Colletes* (Colletidae); *Rhophites, Rophitoides, Dufourea, Systropha, Pseudapis, Nomioides, Halictus* und *Lasioglossum* (Halictidae); *Panurgus, Panurginus, Camptopoeum, Melitturga* und *Andrena* (Andrenidae); *Melitta, Dasypoda* und *Macropis* (Melittidae); *Anthophora, Eucera* und *Tetralonia* (Anthophoridae). Innerhalb der Familie der Megachilidae, deren Arten grösstenteils Hohlraumbezieher sind oder Freinester an Fels- und Pflanzenstrukturen bauen, schachten nur die Bastardbiene *Trachusa byssina* sowie gewisse *Megachile*- und *Osmia*-Arten ihre Nester im Erdboden selber aus.

Mit Ausnahme der Hosenbienen *(Dasypoda)* und der Megachilidae kleiden alle bodennistenden Bienen die Brutzellen und teilweise auch die Nestgänge mit wasserabstossenden Drüsensekreten aus, die aus den Speicheldrüsen im Brustabschnitt oder aus den Dufourdrüsen im Hinterleib stammen (17,52). Die imprägnierende Auskleidung schützt die Nester vor eindringender Feuchtigkeit und beugt der Verpilzung der eingetragenen Nahrungsvorräte vor. Bei den Megachilidae übernehmen Fremdmaterialien wie Laub- und Blütenblätter, Harz oder Pflanzenhaare die Schutzfunktion für die Brutzellen.

Als Beispiel für eine grabende Megachilide, die Fremdmaterialien für die Auskleidung der Brutzellen benutzt, sei hier die Nistweise der Bastardbiene *Trachusa byssina* kurz beschrieben. Die Bastardbiene kommt im Schaffhauser Randen noch verbreitet vor. Sie gräbt zu Beginn des Nestbauzyklus einen etwa 10–15 cm langen, horizontalen oder leicht schräg nach unten führenden Gang im Erdboden aus und baut am Ende der Erdröhre eine erste Brutzelle, indem sie den Gang mit rund zehn 15–25 mm langen und 2–3 mm breiten Blattstreifen auskleidet, die sie mit Hilfe der Oberkiefer aus Blättern verschiedener Laubbäume und Sträucher ausschneidet (vgl. Fotos 21 und 22). Ist die Zellauskleidung fertiggestellt, werden die Blattstückchen auf ihrer Innenseite mit einer Schicht Harz verklebt (Abb. 10), das auf Nadelbäumen gesammelt wird. Pro Brutzelle werden rund 20–30 Harzklümpchen benötigt. Erst danach beginnt die Verproviantierung der Brutzelle mit Pollen und Nektar. Nach der Eiablage und dem Verschluss der ersten Brutzelle wird meist direkt an diese anschliessend eine zweite Brutzelle aus Blattstreifen und Harz gebaut. Zusätzlich gegrabene Seitengänge nehmen weitere Brutzellen auf, so dass schliesslich ein verzweigter Linienbau in der Erde entsteht. (7, 19, 52)

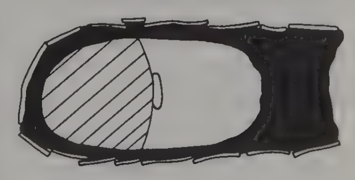


Abb. 10
Aus (7), verändert.

(2) Selbstgenagte Nester im Mark dürrer Pflanzenstengel oder in Morschholz

Eine grabende Nistweise besitzen auch diejenigen Bienen, die für die Anlage der Brutzellen Gänge *im Mark dürrer Pflanzenstengel* wie z.B. von Brombeeren, Rosen, Königskerzen, Holunder und Disteln oder *in morschem Totholz* ausnagen. In ihren Nestern sind die Brutzellen stets linienförmig hintereinander angeordnet. Während in den Markstengeln in der Regel nur ein Gang ausgebildet ist, können im voluminöseren Morschholz verzweigte Linienbauten entstehen.

Ein verhältnismässig kleiner Prozentsatz der einheimischen Bienen zeigt diese Nistweise. Mehrere *Hylaeus-* (Colletidae) und die *Ceratina*–Arten (Anthophoridae) besiedeln markhaltige Pflanzenstengel, während *Lithurgus* (Megachilidae) und eine *Anthophora*-Art (Anthophoridae) ihre Nestgänge im Morschholz ausnagen. Innerhalb der Gattungen *Osmia, Megachile* (Megachilidae) und *Xylocopa* (Anthophoridae) gibt es sowohl markstengel- als auch totholznagende Arten.

Als Beispiele für die beschriebene Nistweise sei hier der Nestbau der markstengelbewohnenden Keulhornbiene *Ceratina cyanea* und der totholzbewohnenden Pelzbiene *Anthophora furcata* geschildert. Beide Arten kommen in der Nordschweiz vor.

Ceratina cyanea schachtet in dürren Pflanzenstengeln, deren Mark für die Bienen an einer Bruchstelle frei zugänglich sein muss, einen 20–30 cm langen Gang aus und legt in der entstandenen Röhre mehrere Brutzellen linienförmig hintereinander an. Die Trennwände zwischen den 8–15 mm langen Brutzellen bestehen aus Markpartikeln, die im Innern des Niststengels abgenagt werden (vgl. Foto 23). Die Brutzellen der Keulhornbienen werden nicht mit Drüsensekreten ausgekleidet. (19, 52)

Unter den üblicherweise bodengrabenden Pelzbienen bildet *Anthophora furcata* eine Ausnahme. Sie legt ihre linear angeordneten Brutzellen in selbstgenagten, meist vertikal verlaufenden und teilweise verzweigten Gängen in morschem Holz von umgestürzten Bäumen, Baumstrünken, Pfosten u.ä. an (Abb. 11; vgl. Foto 24). Die urnenförmigen Brutzellen werden aus mit Speichel verklebtem Holzmulm gebaut und innen mit einem wachsartigen Sekret aus der Dufourdrüse beschichtet. (19, 52)

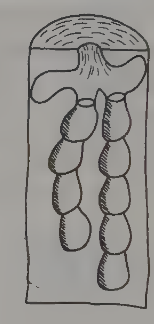


Abb. 11
Aus (19), verändert.

(3) Nester in Hohlräumen

Rund ein Sechstel der einheimischen Bienen nutzen bereits vorhandene Hohlräume der verschiedensten Art für die Nestanlage.

In *Käferfrassgängen in Totholz*, also in abgestorbenen Bäumen, Baumstrünken, Zaunpfählen usw. oder in *hohlen Pflanzenstengeln* legen viele *Hylaeus-* (Colletidae), einige *Anthidium-*, die *Heriades-* und *Chelostoma-* sowie zahlreiche *Osmia-* und *Megachile*-Arten (Megachilidae) linienförmig angeordnete Brutzellen an.

Die Nester der bei uns weitverbreiteten Löcherbiene *Heriades truncorum* bestehen aus bis zu zehn, meist aber aus vier bis fünf linear angeordneten und knapp 10 mm langen Brutzellen, die in Käferfrassgängen von 2–4 mm Durchmesser angelegt werden (Abb. 12; vgl. Foto 25). Die Trennwände zwischen den Brutzellen bestehen aus Harz von Nadel- und Laubbäumen. Auch die Zellwände sind häufig mit einer dünnen Harzschicht ausgekleidet. Die Nester werden an der Röhrenmündung mit einem bis zu 11 mm dicken Harzpfropfen verschlossen, in dessen äusseren Bereich kleine Steinchen, Erdbröckchen, Halmteile u. ä. eingebaut werden (vgl. Foto 26). Zwischen der letzten Brutzelle und dem Nestverschluss befindet sich häufig eine Leerzelle, deren Funktion möglicherweise im Zusammenhang mit dem Schutz vor Brutparasiten steht. (16, 19, 52)



Abb. 12
Aus (16), verändert.

Die im Schaffhauser Randen häufigste Megachile-Art, die Blattschneiderbiene *Megachile willughbiella*, legt ebenfalls mehrere Brutzellen hintereinander in Käferfrassgängen an. Für den Bau der Brutzellen werden Laubblattstücke verwendet, die von den Bienen mit Hilfe ihrer Oberkiefer an verschiedenen Pflanzen wie z. B. Heckenrose oder Schwarzdorn ausgeschnitten werden (Abb. 13; vgl. Fotos 27 und 28). Mehrere Lagen von länglichen Blattausschnitten bilden die seitliche Auskleidung einer Brutzelle, während für Boden und Deckel jeweils mehrere kreisrunde Blattstücke Verwendung finden. Der Deckel einer Brutzelle bildet gleichzeitig den Boden der nächsten. Die Nester werden mit einem Pfropfen aus zahlreichen runden und locker im Nesteingang liegenden Blattausschnitten verschlossen. (52)

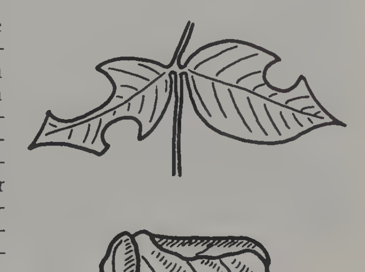


Abb. 13
Aus (24), verändert.

In *Hohlräumen und Spalten im Erdboden, in Felsen und Mauerwerk oder unter Steinen* nisten einige *Hylaeus*- (Colletidae) und mehrere *Anthidium*-, *Osmia*- und *Megachile*-Arten (Megachilidae).

Die Wollbiene *Anthidium punctatum* kommt im Schaffhauser Randen nur an wenigen Stellen vor. Sie nistet in wenigen Zentimetern tiefen Spalten und Löchern im Erdboden oder unter Steinen. Die Biene kleidet den für die Nestanlage ausgewählten Hohlraum mit Pflanzenhaaren aus, die mit den Oberkiefern auf wollig behaarten Blättern und Stengeln verschiedener Pflanzen, z. B. der Königskerze, abgeschabt und in Form kleiner Kügelchen zum Nest zurücktransportiert werden. Die eingetragene Pflanzenwolle wird, vermutlich unter Zugabe von Speichel, zu einer watteartigen, etwa 2 mm dicken Wand verarbeitet (Abb. 14; Foto 29). Die entstandene Brutzelle, die etwa 11 mm hoch und 8 mm breit ist, wird danach mit Pollen und Nektar verproviantiert, mit einem Ei bestiftet und verschlossen. In kleinen Hohlräumen wird nur eine Brutzelle gebaut, in grösseren sind meist mehrere dicht nebeneinander angelegt. Schliesslich wird der vor den Zellen liegende Hohlraum mit einzeln herbeigetragenen kleinen Steinchen, Holzstückchen u. ä. aufgefüllt, so dass die Nester von aussen kaum mehr zu entdecken sind. (7, 19, 52)

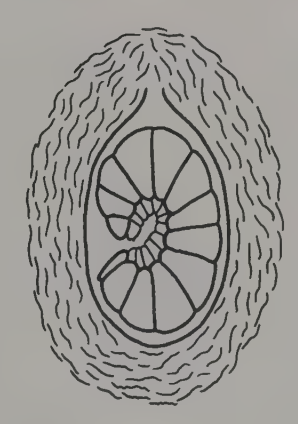


Abb. 14
Aus (7), verändert.

Einige wenige einheimische Bienenarten besiedeln für die Anlage ihrer Nester *verlassene Pflanzengallen.* Als Nistplätze vereinzelter *Hylaeus*- (Colletidae), *Osmia*- und *Anthidium*-Arten (Megachilidae) wurden die durchschnittlich 20 mm grossen, kugeligen Eichengallen der Gallwespe *Andricus kollari* und die zigarrenförmigen, mehrere Zentimeter langen und rund 10–15 mm dicken Schilfgallen der Halmfliege *Lipara lucens* bekannt.

Die Maskenbiene *Hylaeus pectoralis,* die erst kürzlich auch im Kanton Schaffhausen nachgewiesen wurde, nistet fast ausschliesslich in verlassenen, letztjährigen Gallen der Schilfgallenfliege *Lipara lucens.* Im röhrenförmigen Hohlraum im Innern einer verlassenen Schilfgalle (Abb. 15) werden 1–8 und 5,5–7,5 mm lange Brutzellen linienförmig hintereinander gebaut. Wie für alle Vertreter der Familie der Seidenbienen (Colletidae) charakteristisch, kleidet auch *H. pectoralis* den für die Anlage der Brutzellen gewählten Hohlraum mit einem Drüsensekret aus. Dieses Sekret, das mit der Zunge aufgetragen wird und rasch zu einem feinen Seidenhäutchen erstarrt, stammt bei den Maskenbienen vermutlich aus den Speicheldrüsen im Brustabschnitt. Aus dem gleichen Material bestehen auch die Zellzwischenwände. (19, 52)

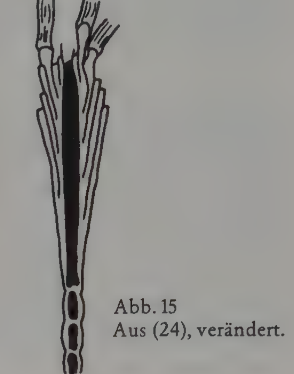


Abb. 15
Aus (24), verändert.

In leeren Schneckengehäusen nisten in Mitteleuropa sechs *Osmia*-Arten (Megachilidae). Im Mittelmeerraum legen weitere *Osmia*-Arten sowie einige Vertreter der Gattung *Anthidium* (Megachilidae) ihre Brutzellen obligatorisch in Schneckenschalen an.

Beim Vergleich des Nestbaues der verschiedenen schneckenhausbewohnenden Bienen zeigen sich zahlreiche arttypische und artkonstante Unterschiede. Für den Bau der Brutzellen nutzt jede Art die spiralig aufgewundenen Gänge in den leeren Schneckengehäusen auf eine unterschiedliche Weise.

Dies wird deutlich, wenn die Nestbauweisen zweier im Schaffhauser Randen vorkommender Schneckenhausbienen miteinander verglichen werden. Die Brutbiologie der einen Art, *Osmia spinulosa,* wurde bereits in Kap. 3 ausführlich beschrieben. Noch eine Stufe höher entwickelt ist das Nestbauverhalten von *Osmia bicolor* (Abb. 16; vgl. Fotos 30 und 31). *O. bicolor* baut in der Regel einzellige Nester in mittelgrossen Schneckengehäusen *(Cepaea, Arianta, Bradybaena).* Auf den Futtervorrat und den anschliessenden Hohlraum, in welchem sich die Larve entwickelt, folgt als Barriere gegen Brutparasiten auf einer Länge von 1–2 cm ein von Wänden aus zerkautem Blattmaterial begrenzter Nestverschluss aus unzähligen dichtgepackten, kleinen Steinchen und Erdbröckchen. Manchmal werden auch dürre Blatt- und Halmstückchen oder winzige Schneckenschalen als zusätzliches Füllmaterial eingetragen. Der Nestverschluss ist oft durch eine weitere Wand aus Pflanzenmörtel noch zusätzlich gekammert. Im Gegensatz zu *O. spinulosa,* welche die Nester nach ihrer Fertigstellung lediglich in eine wettergeschützte Endlage dreht, deckt *O. bicolor* das fertige Nest zusätzlich noch mit Hunderten von einzeln herbeigetragenen Pflanzenhalmen und Kiefernnadeln ab. Es entsteht so ein dichter und bis faustgrosser Schutzbau, unter dem das Schneckengehäuse vollständig verborgen ist. (7, 19, 34, 52)

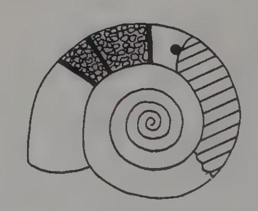


Abb. 16
Aus (34).

(4) Freinester aus Pflanzenharz oder mineralischem Mörtel an einem Substrat

Aus Pflanzenharz oder aus Erde und Steinchen gemörtelte Freinester an Fels- und Pflanzenstrukturen oder am Erdboden sind in der einheimischen Bienenfauna von einer *Anthidium*-, mehreren *Osmia*- und zwei *Megachile*-Arten (Megachilidae) bekannt.

Die als Beispiele für die freimörtelnde Nistweise aufgeführten drei Arten kommen alle in der Nordschweiz vor.

Die Harzbiene *Anthidium strigatum* formt aus Kiefernharz kleine, eiförmige, rund 10 mm lange und geschnäbelte Brutzellen, die einzeln oder zu mehreren dicht gedrängt in Bodennähe an kleineren oder grösseren Steinen, dürren Pflanzenstengeln oder Baumstämmen angebracht werden (Abb. 17; vgl. Titelbild und Foto 32). (6, 7, 19, 52)



Abb. 17
Aus (6) und (24), verändert.

Die Mauerbiene *Osmia xanthomelana* baut 13–18 mm hohe, aufrecht stehende, urnenförmige Brutzellen aus lehmigem Mörtel am Erdboden zwischen Grasbüscheln oder in Nadelstreu (Abb. 18). Die 4–7 Brutzellen eines Nestes, in deren Wandung häufig Halme und Nadeln der Umgebung mit eingebaut werden, stehen meist dicht nebeneinander. (19, 52)



Abb. 18
Nach einer Foto in (52).

Die Nester der Mörtelbiene *Megachile parietina* bestehen aus mehreren, meist 4–8 vertikal orientierten, fingerhutförmigen Brutzellen, die dicht nebeneinander in kleinen Vertiefungen auf der Oberfläche von Felsen, Mauern und Steinen gemörtelt werden (Abb. 19; vgl. Fotos 33 und 34). Baumaterial für die Brutzellen sind Steinchen und Erde, die mit Speichel vermischt einen steinharten Mörtel ergeben. Sind alle Brutzellen eines Nestes verproviantiert, bestiftet und verschlossen, wird der ganze Zellkomplex mit einer dicken Mörtelschicht überdeckt, so dass die einzelnen Brutzellen nicht mehr zu erkennen sind. In diesem Endstadium gleichen die bis zu faustgrossen Mörtelbienen-Nester einem halbkugeligen, an das Gestein geworfenen und angetrockneten Erdklumpen. (19, 52)

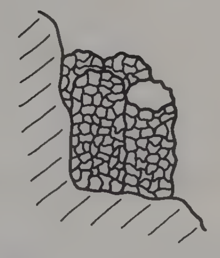


Abb. 19

(5) Nester aus Wachszellen in grösseren Hohlräumen

Die staatenbildenden Hummeln *(Bombus)* nisten in vorgefundenen grösseren Hohlräumen je nach Art entweder oberirdisch in hohlen Bäumen oder Vogelnistkästen, an der Erdoberfläche in der Kraut- und Moosschicht oder unterirdisch in verlassenen Kleinsäugernestern. Die Nester der Hummeln, die häufig etwa Handtellergrösse erreichen, unterscheiden sich durch die unregelmässige Anordnung von Brutzellen, Kokons und Vorratsbehältern grundsätzlich von denen aller anderen einheimischen Wildbienen (Abb. 20; vgl. Foto 37). Die Brutzellen, in denen sich als Ausnahme unter den Bienen stets mehrere Larven entwickeln, bestehen aus dem Wachs spezieller Hautdrüsen im Hinterleib. Im Innern eines entwickelten Hummelnestes lassen sich die folgenden Teile unterscheiden: wächserne Brutzellen mit mehreren Eiern oder Larven; Gruppen von Seidenkokons mit jeweils einzelnen Puppen; wächserne, mit Nektar gefüllte Honigtöpfe; mit Pollen gefüllte, verlassene Kokons (nur bei gewissen Arten, vgl. Kap. 7). (2, 30, 52, 53)

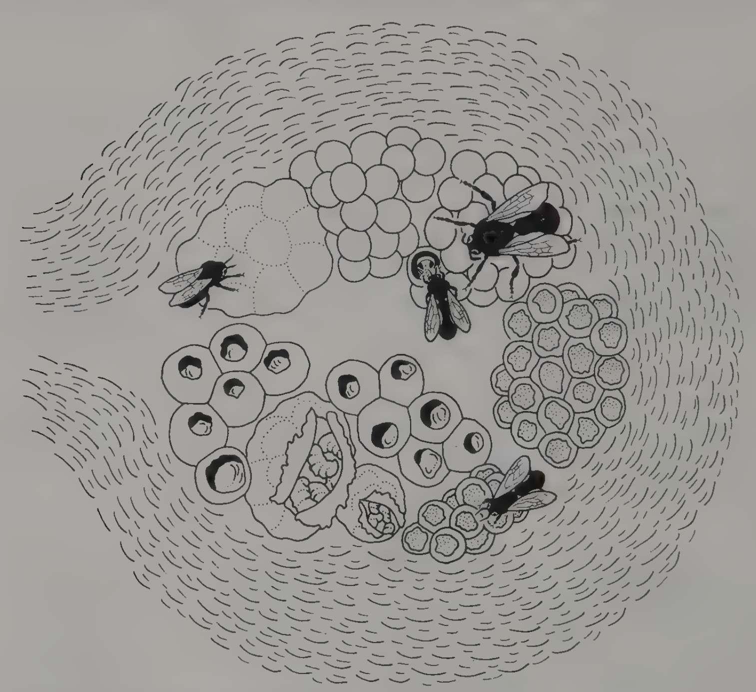


Abb. 20: Nest der Steinhummel *(Bombus lapidarius)* in einem verlassenen Mäusenest

Die Königin (rechts oben) sitzt auf einer Gruppe von Seidenkokons mit Arbeiterinnenpuppen; links oben und unten Gemeinschaftszellen mit Larven (teilweise geöffnet); links und in der Mitte offene Honigtöpfe aus Wachs; rechts verlassene Kokons mit Pollenvorräten. Aus (53), verändert.

(6) Keine Nester, schmarotzende Lebensweise

Bei rund einem Viertel aller einheimischen Bienenarten, den *Kuckucksbienen,* hat sich im Lauf der Stammesgeschichte ein Wechsel hin zu einer schmarotzenden Lebensweise vollzogen (vgl. Kap. 8).

Nestbau – Verhältnisse im Schaffhauser Randen

In Abb. 21 sind die Nistweisen der 142 bisher im Schaffhauser Randen nachgewiesenen Wildbienenarten nach den oben beschriebenen Typen (1) bis (6) aufgeschlüsselt.

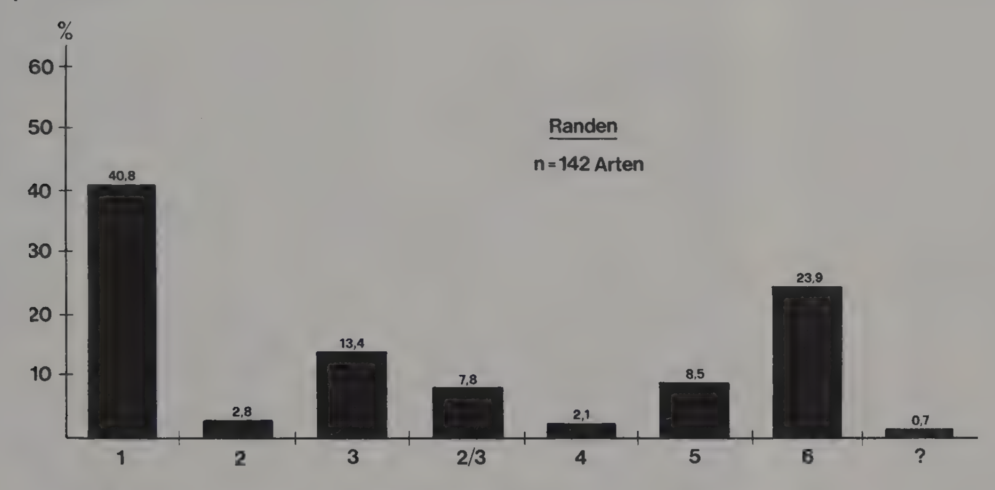


Abb. 21: Verteilung der im Schaffhauser Randen aufgefundenen Bienenarten auf die unterschiedlichen Nistweisen (1) bis (6)

Für viele Arten der Gattung *Hylaeus* (Colletidae) und einige *Megachile*-Arten (Megachilidae) ist die Kombination (2)/(3) gültig. Die betreffenden Arten können ihre Nestgänge sowohl in Mark oder Morschholz selber ausnagen als auch in vorgefundenen Hohlräumen wie Käferfrassgängen in Altholz oder hohlen Pflanzenstengeln nisten. Die Nistweise von *Osmia pilicornis* ist noch immer unbekannt. Aus (34).



18 *Lasioglossum malachurum*



19 *Lasioglossum malachurum*



21 *Trachusa byssina*



20 *Lasioglossum malachurum*



22 *Trachusa byssina*


23 *Ceratina cyanea*


24 *Anthophora furcata*


26 *Heriades truncorum*


25 *Heriades truncorum*



27 *Megachile willughbiella*



30 *Osmia bicolor*



28 *Megachile willughbiella*

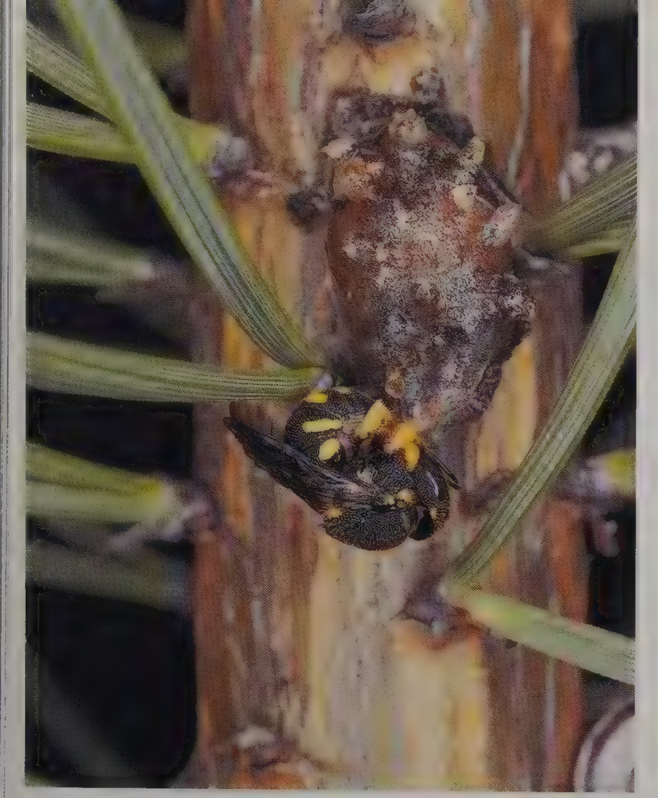


31 *Osmia bicolor*



29 *Anthidium punctatum*

Nestbau III



32 *Anthidium strigatum*



33 *Megachile parietina*



34 *Megachile parietina*

Nestbau IV

7. Sozialverhalten der Wildbienen

Obwohl die überwiegende Mehrheit der Bienen eine solitäre Lebensweise besitzt und Staatenbildungen nur bei einem kleinen Teil von ihnen auftreten, sind die Bienen eine grundlegende Gruppe für das Studium der sozialen Insekten, da bei ihnen alle Übergänge zwischen einer rein solitären und einer hochsozialen (eusozialen) Lebensweise zu beobachten sind (30, 38).

Eusozialität ist die höchst organisierte Stufe des Sozialverhaltens, die bei staatenbildenden Insekten vorkommt. Eusoziale Vergesellschaftungen findet man neben gewissen Bienengruppen auch bei Ameisen, Wespen, Termiten und Blattläusen (33, 53). Als eusozial werden Arten bezeichnet, deren Gemeinschaften die folgenden drei Eigenschaften aufweisen:

(1) Mehrere Individuen einer Art kooperieren bei der Brutpflege.
(2) Es liegt eine Arbeitsteilung in eierlegende Königinnen und sterile Arbeiterinnen vor.
(3) Es kommt zu einer Überlappung der Generationen; mindestens zwei Generationen leben gemeinsam und kooperieren: Mutter (Königin) und Töchter (Arbeiterinnen).

Die eusozialen Bienen werden unterteilt in die *primitiv eusozialen Arten* mit meist einjährigen Staaten, wenig ausgeprägten Kastenunterschieden und praktisch fehlendem Futteraustausch und in die *hoch eusozialen Arten* mit mehrjährigen Staaten, deutlichen Kastenunterschieden und Futteraustausch zwischen den erwachsenen Nestinsassen. Während die Staaten der primitiv eusozialen Arten eine solitäre Gründerphase durchlaufen, indem ein einzelnes Weibchen, die spätere Königin, ein Nest gründet und die ersten Brutzellen allein versorgt, bevor schliesslich die ersten Arbeiterinnen schlüpfen, entstehen neue Kolonien der hoch eusozialen Bienen über eine Abspaltung («Schwärmen») eines Teiles des Volkes, der aus einer frisch geschlüpften bzw. der alten Königin und Arbeiterinnen besteht. Die eierlegenden Königinnen der hoch eusozialen Bienen sind ohne ihren «Hofstaat» nicht lebensfähig und wären zur alleinigen Gründung eines neuen Staates nicht befähigt.

Zu den primitiv eusozialen Bienen zählen alle Hummeln *(Bombinae,* Familie Apidae) und verschiedene Vertreter der Furchenbienen *(Halictinae,* Familie Halictidae). Primitiv eusoziale Vergesellschaftungen treten zumindest zeitweise auch innerhalb der Holzbienen, Keulhornbienen und Allodapini *(Xylocopinae,* Familie Anthophoridae) auf (31). Hoch eusoziale Bienen sind die Honigbienen *(Apinae,* Familie Apidae) mit weltweit 4 Arten und die Stachellosen Bienen *(Meliponinae,*

subsozialer Weg | parasozialer Weg

solitär: ein einzelnes Weibchen baut und versorgt allein ein eigenes Nest.
Mehrheit der Bienenarten; Bsp: Osmia spinulosa (vgl. Kap. 3)

Nestaggregationen: zahlreiche Weibchen nisten in enger Nachbarschaft auf einer kleinen, für die Nestanlage günstigen Fläche; jedes Weibchen besitzt aber ein eigenes Nest.
Verschiedene Seidenbienen (Colletes). Furchenbienen (Halictus, Lasioglossum), Sandbienen (Andrena), Hosenbienen (Dasypoda), Mauerbienen (Osmia), Löcherbienen (Heriades), Scherenbienen (Chelostoma), Pelzbienen (Anthophora) u. a.

subsozial: ein einzelnes Weibchen betreibt aktive Brutpflege, d. h. kontrolliert die Entwicklung der Larven, säubert die Brutzellen von Unrat, verteidigt das Nest oder versorgt die Larven fortlaufend mit Nahrung und erlebt das Schlüpfen seiner Söhne und Töchter.
Ansatzweise bei wenigen Arten von Furchenbienen (Halictus) und bei Holzbienen (Xylocopa) und Keulhornbienen (Ceratina); Hummelstaaten in der Gründerphase

kommunal: mehrere Weibchen *einer* Generation benutzen ein gemeinsames Nest oder einen gemeinsamen Nesteingang; jedes Weibchen versorgt aber seine selbständig gebauten Brutzellen allein.
Einige Arten unter den Zottelbienen (Panurgus), Schwebebienen (Melitturga), Sandbienen (Andrena) und Mauerbienen (Osmia)

quasisozial: mehrere Weibchen *einer* Generation benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; jedes Weibchen legt aber Eier.
Ansatzweise bei wenigen Mauerbienen (Osmia)

semisozial: mehrere Weibchen *einer* Generation benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; zusätzlich existiert eine reproduktive Arbeitsteilung zwischen den gleichaltrigen Individuen: ein Weibchen legt Eier (Königin), die anderen Weibchen verrichten Sammel- und Bauarbeiten (Arbeiterinnen).
Bestimmte Furchenbienen (Halictus und Lasioglossum) nach erfolgter Nestgründung durch mehrere Weibchen (Polygynie)

eusozial: Angehörige mindestens *zweier* Generationen, Mutter und Töchter, benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; es gibt eine reproduktive Arbeitsteilung zwischen den ungleichaltrigen Individuen.
primitiv eusozial: solitäre Gründerphase, meist nur einjährige Staaten, geringe Kastenunterschiede, meist fehlender Futteraustausch.
Verschiedene Furchenbienen (Halictus, Lasioglossum), alle Hummeln (Bombus)
hoch eusozial: soziale Gründerphase, mehrjährige Staaten, grosse Kastenunterschiede, Futteraustausch.
Honigbiene (Apis mellifera)

Abb. 22: Die zwei hypothetischen Wege der Entstehung eusozialer Staaten bei Bienen

Beispiele aus der mitteleuropäischen Bienenfauna

Familie Apidae), die mit mehreren hundert Arten eine vorwiegend tropische Verbreitung besitzen.

Es wird angenommen, dass die eusoziale Lebensweise im Lauf der Evolution allein bei den Bienen in acht voneinander unabhängigen Entwicklungslinien entstanden ist (30, 53). Auf der Grundlage der verschiedenen bei den Bienen verwirklichten sozialen Gemeinschaften kann man sich hypothetisch zwei Wege der Entwicklung der Eusozialität über Stufen zunehmend komplizierterer Vergesellschaftungen vorstellen (Abb. 22). Für jede dieser verschiedenen Ebenen der sozialen Organisation gibt es Beispiele bei den Bienen. Die zwei denkbaren Wege sind der *subsoziale Weg,* der direkt über die subsoziale Stufe zur Eusozialität führt, und der *parasoziale Weg,* der über Nestaggregationen, kommunale, quasi- und semisoziale Stufe das Stadium der Eusozialität erreicht (30, 53).

In der mitteleuropäischen Wildbienenfauna kennen wir neben den mehrheitlich *solitären* Arten auch *kommunale* und *primitiv eusoziale* Arten. *Nestaggregationen* sind für viele Bienen charakteristisch, während ein *subsoziales, quasisoziales* oder *semisoziales* Verhalten nach unserem heutigen Wissen bei den einheimischen Bienen nur ansatzweise oder nur zeitweise in bestimmten Phasen des Lebenszyklus auftritt.

Für jede der verschiedenen Ebenen der sozialen Organisation soll im folgenden mindestens ein Beispiel aus der mitteleuropäischen Bienenfauna vorgestellt werden.

Mit Ausnahme von *Osmia inermis,* die eine vorwiegend alpine Verbreitung besitzt, kommen alle in den folgenden Beispielen aufgeführten Arten auch in der Nordschweiz vor.

Nestaggregationen: Die auf Weiden *(Salix)* als Pollenquelle spezialisierte Sandbiene *Andrena vaga* braucht für die Nestanlage sandige, offene Bodenstellen (vgl. Foto 35). Häufig nisten an solchen günstigen Stellen Hunderte bis Tausende von Individuen auf engstem Raum nebeneinander. Jedes Weibchen schachtet sein eigenes Nest im Boden aus und verproviantiert die Brutzellen ohne Mithilfe von Artgenossen und weist somit eine rein solitäre Lebensweise auf. Die Nestansammlungen von *A. vaga* entstehen wohl eher aufgrund einer günstigen Beschaffenheit des Bodensubstrates als aus sozialen Gründen. Trotzdem bieten Nestaggregationen Gelegenheit für eine Entwicklung in Richtung einer höheren sozialen Organisation, indem sie das Entstehen von kommunalen Gemeinschaften begünstigen.

kommunal: Bei der bodennistenden Sandbiene *Andrena bucephala* benutzen mehrere Weibchen denselben Nesteingang. Im Innern des Nestes besitzt aber jedes Weibchen einen eigenen Bezirk und eigene Brutzellen, die von ihm allein gebaut und selbständig mit Pollen und Nektar versorgt werden (36). Der Vorteil einer kommunalen Verhaltensweise liegt in einer verbesserten Abwehr von Brutparasiten, da ein unbemerktes Eindringen in ein kommunales Nest, wo ständig einige Bienen anwesend sind, bedeutend erschwert ist.

quasisozial: Die Mauerbiene *Osmia inermis* baut Gemeinschaftsnester unter flachen Steinen, die bis zu 200 Brutzellen umfassen können (40). Die Brutzellen bestehen aus zerkautem Blattmaterial und befinden sich in einer zusammenhängenden Wabe an der Unterseite eines Steines (vgl. Foto 36). Die Nester werden von den Bienen ringsum mit Sand so gegen den Untergrund abgedichtet, dass nur ein kleines Einflugsloch frei bleibt. Bis zu zwölf gleichzeitig bauende Weibchen wurden an einem einzigen Nest beobachtet. In diesen Gemeinschaftsnestern baut und versorgt jedes Weibchen seine eige-

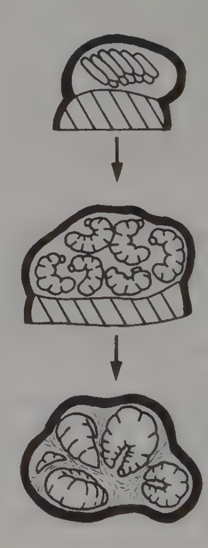
nen Brutzellen, so dass man auch hier von einer kommunalen Nistweise sprechen könnte. Da der Sandwall jedoch durch die gemeinschaftliche Tätigkeit aller Weibchen entsteht, sind bei *O. inermis* erste Ansätze zu einem quasisozialen Verhalten vorhanden.

semisozial: Die Gemeinschaften der bodennistenden Furchenbiene *Halictus maculatus* durchlaufen zu Beginn häufig eine semisoziale Phase, um erst später das primitiv eusoziale Stadium zu erreichen (25). Bis zu zehn begattete Jungweibchen überwintern im Geburtsnest. Im Frühjahr kommt es zu einer polygynen Nestgründung: zwei bis drei Weibchen derselben Generation, meist Schwestern, beginnen mit Zellenbau und Verproviantierungsarbeiten. Meist legt jedoch nur das grösste Weibchen Eier, während die anderen Nestbewohnerinnen die Funktion von sterilen Hilfsweibchen übernehmen. Mit dem Schlüpfen der Arbeiterinnen aus den gemeinschaftlich versorgten Zellen löst sich die semisoziale Gemeinschaft auf und tritt in das primitiv eusoziale Stadium ein. Die Hilfsweibchen verlassen das Nest, und an ihre Stelle treten die frisch geschlüpften Arbeiterinnen, die, abgesehen von der Eiablage, welche weiterhin von ihrer Mutter, der Königin, getätigt wird, alle Brutfürsorgehandlungen im Nest übernehmen.

subsozial: Die Keulhornbiene *Ceratina cyanea* zeigt erste Ansätze zu einem subsozialen Verhalten. Sie nistet solitär in selbstgenagten Gängen in dürren, markhaltigen Stengeln (vgl. Foto 23). Ein einzelnes Weibchen legt im Frühsommer mehrere Brutzellen linienförmig hintereinander an und bewacht das Nest. Die langlebigen Weibchen, die sich gewöhnlich im vorderen Teil der Neströhre aufhalten, sind meist noch am Leben, wenn ihre Söhne und Töchter die Brutzellen im Spätsommer als vollentwickelte Bienen verlassen (52). Die beiden Generationen kommen somit im Gegensatz zu den meisten solitären Bienenarten miteinander in Kontakt, was eine Voraussetzung für das Entstehen von eusozialen Gemeinschaften über die Stufe der Subsozialität ist. Allerdings kann man die Verhältnisse bei *C. cyanea* nicht als eigentlich subsozial bezeichnen, da nach unserem heutigen Wissen keine Brutfürsorgehandlungen vorkommen, die über das hinausgehen, was von anderen Solitärbienen bekannt ist. Subsoziale Gemeinschaften, die ihren Namen wirklich verdienen, sind dagegen von anderen, nicht einheimischen Keulhornbienen bekannt (31). Hier öffnet das nestbauende Weibchen regelmässig die fertig verproviantierten und bestifteten Brutzellen, kontrolliert die Entwicklung der Larven und entfernt Kotbällchen und andere Abfälle, indem es diese in die Zellzwischenwände einbaut. Die Kontrolle der Brutzellen ist dabei stets verbunden mit der Zerstörung und dem Wiederaufbau der Zellwände.

Ein der Definition der Subsozialität genau entsprechendes Verhalten finden wir in der einheimischen Bienenfauna nach heutigem Wissen nur während der Gründerphase eines Hummelstaates ausgebildet.

primitiv eusozial: Die Hummeln *(Bombus)* bilden einjährige Staaten. Ein im Spätsommer oder Herbst begattetes Hummelweibchen gründet nach der Überwinterung im Frühjahr ein neues Nest, das je nach Art unterirdisch in Kleinsäugerbauen, an der Erdoberfläche in der Krautschicht oder unter Moospolstern, oder oberirdisch in Baumhöhlen und Vogelnistkästen angelegt sein kann (vgl. Kap. 6). Die spätere Königin des Hummelstaates trägt vorerst Pollen und Nektar in ihr Nest ein und formt mit dem gesammelten nektarfeuchten Pollen einen Nahrungsklumpen, auf den sie 8–16 Eier ablegt (Abb. 23). Nach der Eiablage überdeckt sie die erste Brutkammer mit Wachs, das aus speziellen Hautdrüsen zwischen den Rücken- und den Bauchsegmenten als kleine Schüppchen ausgeschieden wird, und bebrütet die Eier, indem sie in einer sattelförmigen Grube auf der Brutkammer sitzt und mittels der Flugmuskulatur Wärme erzeugt. Die Königin ernährt sich während dieser Zeit von Nektar, den sie bei der Nestgründung eingetragen und in einem aus Wachs gebauten, fingerhutförmigen «Honigtopf» eingelagert hat. Nach etwa 3–5 Tagen schlüpfen die Larven in der ersten Brutzelle und ernähren sich gemeinsam vom Pollenvorrat. Sobald der Futtervorrat verbraucht ist, beisst die Königin das Wachs auf, versorgt die Larven durch die entstandene Öffnung mit nektarfeuchtem Pol-



len und verschliesst die Brutkammer wieder. Dies kann sich unter Umständen mehrfach wiederholen. Die Hummelgemeinschaft hat nun das *subsoziale Stadium* erreicht. Mit dem Heranwachsen der Larven muss die Brutkammer mit Wachs fortlaufend erweitert werden, und es entsteht ein blasiges Gebilde mit mehreren Erhebungen. Fressen die Hummellarven vorerst noch gemeinsam in einer einzigen Brutzelle, spinnen sie sich rund eine Woche nach dem Schlüpfen kurz vor der Verpuppung einzeln in einen Kokon ein und unterteilen so die Brutkammer. Zu diesem Zeitpunkt entfernt die Königin die Wachsschicht rund um die Kokons und baut daraus eine oder mehrere neue Brutkammern, die sie wiederum mit einer Anzahl Eiern belegt. Die neuen Brutkammern werden auf den Kokonhaufen der noch nicht geschlüpften Hummeln errichtet. Nach einem 7–10 Tage dauernden Puppenstadium schlüpfen die ersten Arbeiterinnen aus ihren Kokons aus. Sie übernehmen nun zahlreiche Arbeiten im Nest und unterstützen ihre Mutter beim Aufbau des Staates: sie sammeln Pollen und Nektar, bauen Brutzellen und Honigtöpfe, verteidigen das Nest und versorgen die Brut. Einzig die Eiablage bleibt weiterhin ausschliesslich Sache der Königin, die bereits wenige Tage nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen das Nest nicht mehr verlässt. Der Hummelstaat ist nun in das *primitiv eusoziale Stadium* mit gemeinsamer Brutpflege, reproduktiver Arbeitsteilung und Überlappung der Generationen eingetreten (vgl. Foto 37).

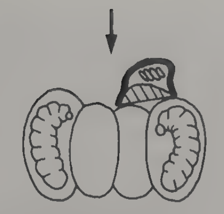


Abb. 23: Entwicklung einer Brutzelle bei Hummeln
Aus (30), (52) und (53), verändert.

Bei der Versorgung der Brut durch Arbeiterinnen und Königin lassen sich bei den Hummeln zwei Gruppen unterscheiden. Die ursprünglicheren «pocket-makers» bauen seitlich an eine Zelle mit heranwachsenden Larven separate Taschen aus Wachs, die gegen die Brutkammer hin offen sind und mit Pollen gefüllt werden (Abb. 24). Die Larven fressen kontinuierlich aus diesen Taschen. Die «pollen-storers» dagegen füllen den gesammelten Pollen vorerst in die verlassenen und gereinigten Puppenkokons, von wo aus er, gemischt mit Nektar aus den wächsernen Honigtöpfen, durch ein Loch in der Wachsdecke der Brutkammer von den Arbeiterinnen und der Königin direkt an die Larven verfüttert wird (vgl. Abb. 20).

Im Lauf des Sommers werden fortlaufend neue Arbeiterinnenbruten erzeugt, die Koloniegrösse nimmt nun immer weiter zu. Erst auf dem Höhepunkt der Kolonieentwicklung, der je nach Hummelart mit einer Volksgrösse von 30–600 Arbeiterinnen erreicht ist, beginnt mit der Erzeugung von Geschlechtstieren die letzte Phase im Lebenszyklus der Hummeln. Aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich Drohnen, aus befruchteten Eiern Jungköniginnen. Beide Geschlechter verlassen darauf die Nester und verpaaren sich. Die begatteten Jungköniginnen überwintern in einem geschützten Versteck im Erdboden oder unter Moospolstern und gründen im nächsten Frühjahr einen neuen Hummelstaat, während die alten Königinnen, die Arbeiterinnen und die Drohnen im Herbst sterben. Die Hummelköniginnen erreichen ein Alter von 12–15 Monaten, die Arbeiterinnen leben 6–12 Wochen.

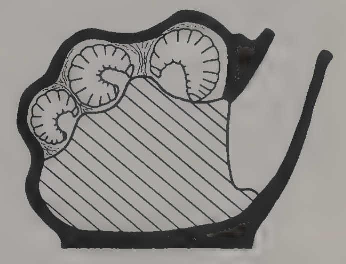


Abb. 24
Aus (30), verändert.

Im Vergleich zu den Staaten der hoch eusozialen Honigbiene *(Apis mellifera)* sind die primitiv eusozialen Kolonien der Hummeln durch mehrere ursprüngliche Merkmale gekennzeichnet. Sie sind einjährig, durchlaufen eine solitäre Gründerphase, die Kastenunterschiede sind gering, so dass meist fliessende Übergänge in der Körpergrösse zwischen Königin und den grössten Arbeiterinnen bestehen, und ein direkter Futteraustausch zwischen den erwachsenen Koloniemitgliedern fehlt. (2, 30, 52, 53)

Neben den Hummeln besitzen die beiden Furchenbienen *Lasioglossum malachurum* und *L. marginatum* das am fortschrittlichsten entwickelte Sozialverhalten unter den mitteleuropäischen Wildbienen, wobei *L. marginatum* sogar als weltweit einzige bekannte Furchenbiene mehrjährige Staaten ausbildet. In den Grundzügen sind sich die primitiv eusozialen Staaten der Hummeln und der beiden *Lasio-*

glossum–Arten ähnlich. Ein wesentlicher Unterschied besteht darin, dass die Arbeiterinnenbrut bei den Hummeln kontinuierlich über den ganzen Sommer hin gebildet wird, während bei den beiden Furchenbienen die einzelnen Brutversorgungsphasen durch kürzere oder längere Zeiten völliger Inaktivität voneinander getrennt sind.

L. malachurum kommt im Randen vor, die nächsten bekannten Vorkommen von *L. marginatum* liegen im Zürcher Weinland.

Lasioglossum malachurum: Im Frühjahr, meist Anfang April, beginnen die überwinterten und bereits im Herbst geschlüpften und begatteten Weibchen mit dem Bau von Nestern. Meist nisten mehrere Weibchen in enger Nachbarschaft (vgl. Foto 18). Ein einzelnes Weibchen, die spätere Königin, gräbt im Erdboden einen 20–25 cm tiefen Hauptgang aus, bevor 6–7, maximal 11 Brutzellen angelegt, verproviantiert und bestiftet werden (vgl. Foto 20). Nach Abschluss dieser *ersten Versorgungsphase* verschliesst die Nestgründerin von innen das Nest und wartet das Schlüpfen der ersten Brut ab, das etwa Mitte Juni erfolgt. Während dieser Ruhephase sind im Bereich einer Nestansammlung keine Weibchen zu erblicken (Abb. 25). Die erste Brut besteht ausschliesslich aus unbegatteten Arbeiterinnen, die nach ihrem Schlüpfen gemeinsam Zellen für die zweite Brut ausschachten, Pollen und Nektar sammeln und den Nesteingang bewachen (vgl. Foto 19). Die fertig verproviantierten Brutzellen dieser *zweiten Versorgungsphase* werden von der Königin je mit einem Ei bestiftet. Die Zahl der Zellen der zweiten Brut liegt in Mitteleuropa bei etwa 20–25, in Südeuropa bei 30 und mehr. Die zweite Brut schlüpft Mitte August, ebenfalls nach einer längeren Ruhepause, während der das Nest wiederum verschlossen bleibt. Sie besteht in Mitteleuropa bereits aus Jungköniginnen und Männchen, die das Nest verlassen und sich verpaaren. Die Arbeiterinnen und Männchen sterben in den ersten Frostnächten, während die begatteten Weibchen überwintern, um im nächsten Frühjahr neue Nester zu gründen.

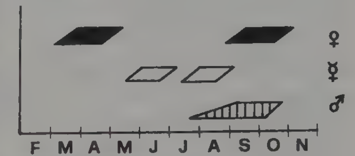


Abb. 25: Flugzeit von Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen von *L. malachurum*
Aus (39), verändert.

Die Anzahl der Arbeiterinnenbruten, die jeweils durch längere Inaktivitätsperioden unterbrochen sind, ist je nach geographischer Lage verschieden. In weiten Teilen Mitteleuropas bildet *L. malachurum* nur eine Arbeiterinnenbrut aus, in klimatisch begünstigten Gebieten sind es zwei, im Mittelmeerraum drei und in Israel sogar vier Arbeiterinnenbruten. Die Nester werden mit jeder Brutphase tiefer und ausgedehnter, so dass die volksreichsten Nester in Südeuropa im August über 200 Brutzellen enthalten können.

Die Königin von *L. malachurum* lebt 12–13 Monate, die Arbeiterinnen jeweils einige Wochen. Arbeiterinnen und Königin unterscheiden sich deutlich in der Grösse. Der Grössenunterschied war dafür verantwortlich, dass die Arbeiterinnen lange Zeit als selbständige Art betrachtet wurden. (10, 28, 30, 38, 52)

Lasioglossum marginatum: Die Lebenszyklen von *L. malachurum* und *L. marginatum* sind einander sehr ähnlich, mit dem Unterschied, dass bei *L. marginatum* zwischen den zahlreicheren Arbeiterinnenbruten bedeutend längere, nämlich fast ein volles Jahr dauernde Ruhepausen eingeschaltet werden, was zur Entstehung der fünf- bis sechsjährigen Staaten bei *L. marginatum* führt (Abb. 26). Ein be-

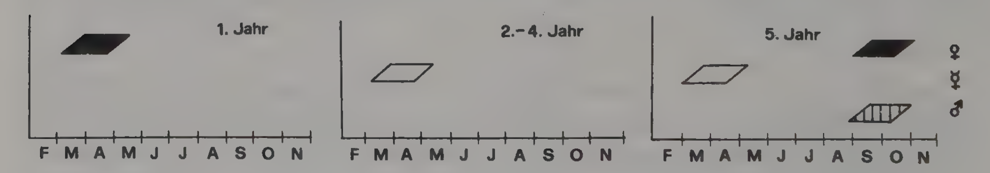


Abb. 26: Flugzeiten von Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen von *L. marginatum*
Aus (39), verändert.

gattetes, im Geburtsnest überwintertes Weibchen, die spätere Königin, gründet im Frühling ein neues Nest im Boden, versorgt die 2–6 Zellen mit einem Vorratsgemisch aus Pollen und Nektar, verschliesst bereits im Mai das Nest und legt schliesslich in jede verproviantierte Zelle ein Ei. Die Nachkommen, unbegattete Arbeiterinnen der *1. Generation,* schlüpfen im Sommer, bleiben aber mit der Königin im verschlossenen Nest und verlassen es in diesem Jahr nicht mehr. Erst im folgenden Frühjahr wird das Nest geöffnet. Die im letzten Sommer geschlüpften Arbeiterinnen verlassen es erstmals und bauen und versorgen neue Zellen (vgl. Foto 38). Bereits im Mai wird das Nest wieder geschlossen, und die Königin belegt die Zellen mit je einem Ei. Im Sommer schlüpft die *2. Arbeiterinnengeneration,* 6–18 Weibchen, die wiederum bis zum nächsten Frühjahr im verschlossenen Nest bleiben; die 1. Arbeiterinnengeneration stirbt. Dies wiederholt sich im dritten Jahr mit einer *3.* und im vierten Jahr mit einer *4. Arbeiterinnengeneration* mit 15–54 bzw. 54–162 Arbeiterinnen. Erst im fünften oder im sechsten Jahr mit 162–486 bzw. 486–1458 Arbeiterinnen tritt der Bienenstaat in sein Endstadium. Die Weibchen der letzten Arbeiterinnenbrut bauen und versorgen eine grosse Zahl neuer Brutzellen, die im Unterschied zu den vorangegangenen Jahren Männchen und begattungsfähige Weibchen ergeben. Noch im Herbst des fünften oder sechsten Jahres öffnet sich das Nest, die Männchen verlassen es, dringen in andere offene und damit gleichaltrige Nester ein und begatten dort die Weibchen. Diese überwintern im Geburtsnest und gründen im darauffolgenden Frühjahr als Jungköniginnen neue Nester.

Die Königin von *L. marginatum* lebt 5–6 Jahre, die Arbeiterinnen werden ungefähr ein Jahr alt. Trotz dieser so hoch entwickelten Sozialstruktur zeigen Königin und Arbeiterinnen keine Unterschiede in Körpergrösse und äusserer Morphologie. (30, 37, 38, 52)

In bezug auf die evolutive Höhe der sozialen Organisation ist die deutlichste Zäsur zwischen den primitiv eusozialen und hoch eusozialen Bienenarten ausgebildet. Die Stufen solitär bis primitiv eusozial stehen einander näher. Einzelindividuen der hoch eusozialen Bienen sind allein nicht überlebensfähig, eine Rückkehr zum solitären Leben ist nicht mehr möglich, während bei allen anderen Stufen zumindest während einer Phase des Lebenszyklus ein solitärer Abschnitt auftritt. In Mitteleuropa ist die Honigbiene *(Apis mellifera)* die einzige Art mit hoch eusozial organisierten Staaten. Auf sie soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Die eusozialen Staaten der Hautflügler sind durch die Kaste der sterilen Arbeiterinnen charakterisiert, die keine eigenen Nachkommen erzeugen, sondern ihrer Mutter bei der Aufzucht jüngerer Geschwister helfen. Dies scheint auf den ersten Blick in Widerspruch zu der auf Darwin zurückgehenden Theorie der Natürlichen Auslese zu stehen, wonach jedes Individuum eine möglichst grosse Zahl von Nachkommen erzeugen und damit möglichst viel von seinen eigenen Erbanlagen an die nächste Generation weitergeben sollte. Es ist deshalb zunächst unverständlich, wie sich im Lauf der Evolution Kinderlosigkeit durchsetzen konnte.

Der Schlüssel für die Lösung könnte zumindest teilweise in der besonderen Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, der *Haplodiploidie* liegen: aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich haploide Männchen, aus befruchteten Eiern diploide Weibchen. Die Königinnen in den Staaten der Hymenopteren sind diploid und weisen deshalb mit ihren Töchtern einen Verwandtschaftsgrad von 50 % auf, d. h., die Hälfte aller Gene zwischen der Mutter und ihren Nachkommen ist identisch. Die Töchter dagegen erhalten von ihrem haploiden Vater alle einen identischen Satz Gene, welcher die Hälfte ihrer Erbanlagen ausmacht, während die andere Hälfte des Gensatzes, der von der diploiden Mutter stammt, mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 % bei Schwestern gemeinsam auftritt, so dass der Verwandtschaftsgrad *zwischen* Schwestern 75 % beträgt. *Damit sind, bedingt durch die Haplodiploidie, Schwestern näher miteinander verwandt als Mutter und Nachkommen.* Eine sterile Arbeiterin hat einen grösseren genetischen Nutzen, wenn sie fortpflanzungsfähige Schwestern aufzieht, mit welchen sie durchschnittlich 75 % aller Gene gemeinsam hat, als wenn sie eigene Nachkommen erzeugen und aufziehen würde, mit denen sie lediglich einen Verwandtschaftsgrad von 50 % aufweist.

Diese erstaunlichen Verwandtschaftsverhältnisse könnten auch erklären, weshalb nur Weibchen bei der Aufzucht ihrer Schwestern helfen. Die haploiden Männchen, die alle ihre Erbanlagen von der Mutter erhalten haben, besitzen durchschnittlich nur 50 % aller Gene mit ihren Schwestern gemeinsam und erhielten deshalb keinen selektiven Vorteil, wenn sie auf die eigene Fortpflanzung verzichten würden (26).

Die ungewöhnliche Geschlechtsbestimmung prädestiniert die Hautflügler zur Ausbildung von sterilen Arbeiterinnenkasten und zur Eusozialität. Vermutlich ist die Eusozialität allein innerhalb der Hymenopteren elfmal unabhängig voneinander bei Ameisen, Wespen und Bienen entstanden, während im gesamten übrigen Insektenreich nur noch gerade Termiten und gewisse Blattläuse Staaten mit sterilen Arbeiterkasten besitzen (33, 53). Haplodiploidie kann aber nicht als alleinige Begründung für die Entstehung von Eusozialität herangezogen werden, da nur bei einem kleinen Teil der haplodiploiden Hautflügler sterile Kasten zu beobachten sind, diese umgekehrt aber bei den diploiden Termiten vorkommen. Faktoren ökologischer Natur, wie z. B. der Schutz vor Brutparasiten oder die Erleichterung beim Nestbau, müssen eine ebenfalls wichtige Rolle bei der Herausbildung eusozialer Staaten gespielt haben. Zudem sind die oben skizzierten Verwandtschaftsverhältnisse nur dann gültig, wenn in den Kolonien der sozialen Insekten nur eine und nicht mehrere Königinnen Eier legen und wenn sich die Königin jeweils nur ein einziges Mal zu Beginn der Saison verpaart. Nester mit mehreren Königinnen und Mehrfachpaarungen sind aber von verschiedenen eusozialen Hautflüglern bekannt geworden, wodurch der Wert der genetischen Theorie des Sozialverhaltens geschmälert wird. Trotzdem scheint die Haplodiploidie eine wichtige genetische Voraussetzung für die Entstehung steriler Kasten bei den Hautflüglern gewesen zu sein.

Sozialverhalten – Verhältnisse im Schaffhauser Randen

Unter Einschluss der kommunalen Arten besitzen rund ein Fünftel (21,3 %) von den bis heute aufgefundenen 108 nestbauenden Bienenarten im Schaffhauser Randen eine soziale Lebensweise (Abb. 27). Von den 23 sozialen Arten sind 2 kommunal (die Sandbienen *Andrena bucephala* und *A. jacobi*) und 21 primitiv eusozial (mehrere *Halictus*- und *Lasioglossum*- und alle *Bombus*-Arten).

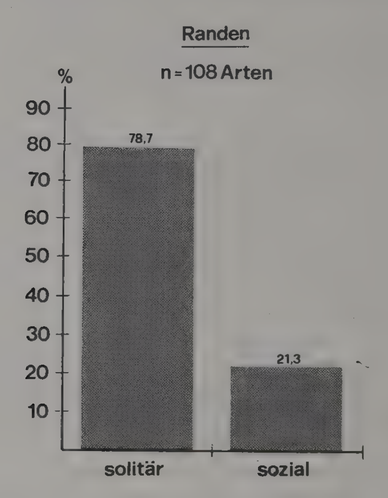


Abb. 27: Anteile der solitären und sozialen Arten unter den nestbauenden Bienen im Schaffhauser Randen Aus (34).


35 *Andrena vaga*


36 *Osmia inermis*


37 *Bombus pascuorum*


38 *Lasioglossum marginatum*

Sozialverhalten

8. Brutparasiten der Wildbienen

Die Nester der Wildbienen werden von einer grossen Zahl von Brutparasiten heimgesucht, die zu den unterschiedlichsten Verwandtschaftskreisen gehören. Grundsätzlich lassen sich unter den Brutparasiten der Wildbienen zwei Gruppen unterscheiden: die *Futterparasiten* leben von den Larvenvorräten, die von den Bienen gesammelt und in die Brutzellen eingetragen werden, während die *Raubparasiten* die Bienenlarven selber befallen.

Die wichtigsten *Futterparasiten* der Wildbienen stammen aus ihren eigenen Reihen. Es sind dies die oft auffällig schwarz-rot, gelb-schwarz oder schwarz-weiss gefärbten *Kuckucksbienen*, die im Lauf der Bienenevolution innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise mehrfach unabhängig ihre ursprüngliche Lebensweise als Nestbauer und Pollen- und Nektarsammler aufgegeben und statt dessen eine schmarotzende Lebensweise angenommen haben. Diese parasitischen Arten nutzen die Brutpflegeleistungen nestbauender Bienen aus, indem sie ihre Eier in der Art eines Kuckucks in deren Brutzellen schmuggeln. Auf Kosten der Wirtsbienenlarve entwickelt sich auf dem eingetragenen Nahrungsvorrat die Larve der Kuckucksbiene. Die Kuckucksbienen, die über keine morphologischen Anpassungen für das Pollensammeln mehr verfügen, können dank ihrer Lebensweise auf die zeit- und kostenintensiven Nestbau- und Verproviantierungsarbeiten verzichten, sind aber auf Gedeih und Verderb auf ihre meist ganz spezifischen Wirte angewiesen. In den meisten Fällen liegt eine strenge Spezialisierung von seiten der Kuckucksbienen auf ganz bestimmte Wirtsbienenarten vor, so dass eine bestimmte Schmarotzerbienenart nur die Nester einer oder weniger nahe verwandter Bienenarten parasitieren kann.

Innerhalb der Familie der Halictidae hat die Gattung *Sphecodes* eine parasitische Lebensweise angenommen. Schmarotzer unter den Megachilidae sind die Vertreter der Gattungen *Stelis, Dioxys* und *Coelioxys*. Die Gattungen *Melecta, Thyreus, Nomada, Epeolus, Epeoloides, Biastes, Pasites, Ammobates* und *Ammobatoides* sind Kuckucksbienen innerhalb der Familie der Anthophoridae. Die parasitischen *Psithyrus*-Arten schliesslich gehören zu den Apidae. In der mitteleuropäischen Bienenfauna sind unter den drei restlichen Familien, den Colletidae, Andrenidae und Melittidae, keine Kuckucksbienen bekannt (vgl. Tab. 1 in Kap. 2).

In Tab. 2 sind die Bienengattungen aufgelistet, deren Arten teilweise Wirte für die in der mitteleuropäischen Fauna vertretenen Kuckucksbienen sind (52).

Kuckucksbienengattung	**Wirtsbienengattung**
Sphecodes	*Halictus, Lasioglossum, Colletes, Andrena*
Stelis	*Anthidium, Heriades, Chelostoma, Osmia, Megachile*
Dioxys	*Osmia, Megachile*

Coelioxys	*Megachile, Trachusa, Osmia, Anthophora*
Melecta	*Anthophora*
Thyreus	*Anthophora*
Nomada	*Andrena, Panurgus, Lasioglossum, Melitta, Eucera*
Epeolus	*Colletes, Tetralonia*
Epeoloides	*Macropis*
Biastes	*Rhophites, Dufourea, Systropha*
Pasites	*Pseudapis, Camptopoeum*
Ammobates	*Anthophora*
Ammobatoides	*Melitturga*
Psithyrus	*Bombus*

Tab. 2: Die Wirtsbienengattungen der mitteleuropäischen Kuckucksbienen

Bei artenreicheren Kuckucksbienengattungen sind deren hauptsächlichste Wirte unterstrichen.

Drei unterschiedliche Formen der Parasitierung lassen sich bei den Kuckucksbienen unterscheiden (30):

– Die Kuckucksbiene dringt in das Wirtsbienennest ein, öffnet eine *fertig verproviantierte und bestiftete* Brutzelle, zerstört das vorhandene Ei oder die bereits geschlüpfte Larve, legt ein eigenes Ei auf den Nahrungsvorrat und verschliesst die Brutzelle wieder.

Die Blutbienen *(Sphecodes)*, die vorwiegend bei den bodennistenden Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)* schmarotzen, gehen bei der Parasitierung auf die geschilderte Weise vor (vgl. Foto 39).

– Die Kuckucksbiene dringt in das Wirtsbienennest ein und legt ein Ei in eine *noch unvollständig verproviantierte und unverschlossene* Brutzelle, die von der Wirtsbiene später fertig versorgt und mit ihrem eigenen Ei bestiftet wird. Die Kuckucksbienenlarve schlüpft eher aus als die Larve der Wirtsbiene, tötet das Ei oder die zwischenzeitlich geschlüpfte Larve des Wirtes und macht sich nach der Beseitigung des Nahrungskonkurrenten über den fremden Nahrungsvorrat her (Abb. 28).

Mit Ausnahme der Blutbienen *(Sphecodes)* und der Schmarotzerhummeln *(Psithyrus)* ist diese Art der Parasitierung typisch für alle übrigen einheimischen Kuckucksbienen.

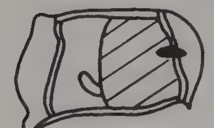
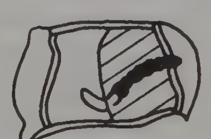





Abb. 28: Larvenentwicklung der parasitischen Kegelbiene *Coelioxys rufocaudata* in der Brutzelle der Blattschneiderbiene *Megachile rotundata*

Das Kegelbienenweibchen dringt noch während der Versorgungsphase bei Abwesenheit des Wirtsbienenweibchens in die Brutzelle ein, durchstösst mit seinem zugespitzten Hinterleib den bereits eingetragenen Pollenvorrat und die Blatthülle und legt ein Ei im Bereich des Zellenbodens ab. Die nach einigen Tagen schlüpfende Kuckucksbienenlarve arbeitet sich an die Oberfläche des in der Zwischenzeit vollständig eingetragenen Pollen-Nektar-Vorrates vor, tötet mit ihren grossen, spitzigen Mandibeln das Ei oder die frisch geschlüpfte Larve der Blattschneiderbiene und verzehrt den fremden Larvenproviant (Vgl. Foto 40). Aus (15), verändert.

– Die Kuckucksbiene dringt in das Nest einer primitiv eusozialen Art ein (vgl. Kap. 7), übernimmt die Funktion der Königin und lässt ihre Nachkommen von den fremden Arbeiterinnen aufziehen. Dieses Verhalten wird als *Sozialparasitismus* bezeichnet.

Sozialparasiten in der einheimischen Bienenfauna sind die Schmarotzerhummeln *(Psithyrus)*, die mit den echten Hummeln *(Bombus)* nah verwandt sind und aus diesen hervorgegangen sein dürften (vgl. Foto 43). Die Schmarotzerhummeln, die sich je nach Art in den Nestern unterschiedlicher Hummelarten entwickeln, besitzen keine Arbeiterinnenkaste mehr und haben die Fähigkeit zum Pollensammeln und zur Wachssekretion verloren. Das Schmarotzerhummelweibchen dringt in bereits etablierte Hummelnester ein, zerstört Brutzellen, Larven und Eier des Wirtes und baut aus dem so gewonnenen Wachs eigene Brutzellen, die wie bei den Hummeln auf bereits vorhandenen Kokons errichtet und mit mehreren Eiern bestiftet werden (vgl. Kap. 7). Die *Psithyrus*-Larven werden von den *Bombus*-Arbeiterinnen gefüttert und aufgezogen. Verhalten sich die rechtmässige Königin und die Hummelarbeiterinnen zuerst meist aggressiv gegenüber dem Eindringling, der durch ein sehr hartes Aussenskelett und einen kräftigen Stachel geschützt ist, wird das *Psithyrus*-Weibchen später aus noch weitgehend unbekannten Gründen geduldet. Bei den meisten Arten leben die Hummelkönigin und das Schmarotzerhummelweibchen friedlich nebeneinander, bei gewissen Arten tötet allerdings die Schmarotzerhummel die Hummelkönigin nach dem Eindringen in das Nest. Auch wenn die Hummelkönigin überlebt, werden kaum mehr Arbeiterinnen oder Geschlechtstiere des Wirtes erzeugt. Ob dies allein auf die Zerstörung von Wirtszellen, -eiern und -larven durch das Schmarotzerhummelweibchen zurückzuführen ist oder ob weitere Gründe dafür verantwortlich sind, beispielsweise eine Unterdrückung der Eiablage der Hummelkönigin über Duftstoffe des *Psithyrus*-Weibchens, ist noch unklar. Der Befall eines Hummelvolkes durch eine Schmarotzerhummel führt anstelle der Erzeugung von *Bombus*-Geschlechtstieren zur Produktion von *Psithyrus*-Männchen und -Weibchen. Im Sommer verlassen die jungen Männchen und Weibchen der Schmarotzerhummeln die Wirtsnester, die begatteten Jungköniginnen überwintern an einem geschützten Ort und befallen im kommenden Jahr erneut Hummelnester, während die Männchen noch im Jahr ihres Schlüpfens sterben. (2, 30, 52)

Die Wirtsbienen reagieren in Nestnähe meist aggressiv auf ihre spezifischen Kuckucke und versuchen, sie aus der Umgebung ihrer Nester zu vertreiben. Als Schutz vor den Angriffen ihrer Wirte besitzen die Kuckucksbienen ein im Vergleich zu nestbauenden Bienen ausgesprochen hartes Aussenskelett und einen kräftig ausgebildeten Stachel. Sie vermeiden das Zusammentreffen mit ihren Wirten, indem sie sich meist nur während der Abwesenheit der Nestbesitzerin dem Nest nähern und so unbemerkt in das Nest eindringen und ein Ei in eine Brutzelle schmuggeln können. Die Schmarotzerhummeln *(Psithyrus)*, die bereits entwickelte Hummelstaaten befallen, oder gewisse Blutbienen *(Sphecodes)*, die bei primitiv eusozialen Furchenbienen schmarotzen, sind durch die soziale Lebensweise ihrer Wirte gezwungen, in Nester einzudringen, die dauernd von einigen Bienen bevölkert sind. Hier kommt es oft zum Kampf zwischen Wirt und Parasit, dessen Ausgang häufig zugunsten der Kuckucke ausfällt und mit dem Tod oder der Vertreibung von Arbeiterinnen oder Königin endet.

Im auffälligen Gegensatz zu der durch Aggressivität gekennzeichneten Beziehung zwischen Wirt und Parasit, die für die meisten Bienen üblich ist, verhalten sich die Sandbienen *(Andrena)* ihren Kuckucken, den Wespenbienen *(Nomada)*, gegenüber meist friedfertig (vgl. Foto 41). *Andrena*-Weibchen reagieren auf die Anwesenheit der Wespenbienen in Nestnähe kaum.

Der Grund für die meist friedliche Wirt-Parasit-Beziehung steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit einem Phänomen, das als *Dufttarnung* bezeichnet wird. Chemische Analysen haben gezeigt, dass die Kopfdrüsensekrete der *Nomada*-Männchen eine ganz ähnliche stoffliche Zusammensetzung aufweisen wie die Sekrete der Dufourdrüse der Weibchen ihrer Hauptwirte, obwohl die Sand- und Wespenbienen nicht näher miteinander verwandt sind, sondern zu zwei ganz verschiedenen Bienenfamilien gehören. Bei der Paarung werden die wenig flüchtigen Stoffe der Kopfdrüsen der *Nomada*-Männchen auf die Weibchen übertragen und sind womöglich verantwortlich für die Unterdrückung des aggressiven Verhaltens der *Andrena*-Weibchen gegenüber ins Nest eindringenden, «duftgetarnten» *Nomada*-Weibchen. (8)

Die Weibchen nestbauender Bienenarten schlafen während der Nacht oder bei schlechtem Wetter meist in ihren Nestern. Die Kuckucksbienen, die keine eigenen Nester bauen, wie auch die Männchen der regulär nestbauenden Arten müssen in der Nacht und während ungünstiger Tagesstunden andere Schlafplätze aufsuchen. Während viele Bienen teils einzeln, teils in kleineren Gesellschaften in vorgefundenen Hohlräumen wie Insektenfrassgängen, Stein- und Erdspalten, Schneckengehäusen u. ä., in nickenden Blüten oder auf Blüten- und Fruchtständen ruhen, graben sich andere einzeln im Erdboden ein. Von manchen Arten aus unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen ist bekannt, dass sie sich mit den Mandibeln an einem Grashalm, einem Pflanzenstengel oder einem Blatt festbeissen und ohne Zuhilfenahme der Beine, einzig fixiert durch die klammernden Oberkiefer, in schräg aufrechter, horizontaler oder hängender Position regungslos verharren. Für viele Kuckucksbienen *(Coelioxys, Nomada, Epeolus, Epeoloides, Biastes)* und einige Megachilidae (z. B. *Trachusa byssina, Anthidium strigatum)* ist diese eigenartige Schlafhaltung typisch (vgl. Fotos 40, 41 und 42).

Weitere wichtige Futterparasiten der Wildbienen, deren Larven zunächst das Wirtsei aussaugen und danach die eingetragenen Futtervorräte verzehren, sind neben den Kuckucksbienen die beiden Hautflüglerfamilien *Schmalbauchwespen* (Gasteruptionidae) und *Keulenwespen* (Sapygidae), die vorwiegend bei Maskenbienen *(Hylaeus)* bzw. bei verschiedenen Megachilidae schmarotzen, und die *Ölkäfer* (Meloidae), deren frisch geschlüpfte Larven auf verschiedenen Blüten auf pollen- und nektarsammelnde Bienen lauern und sich von den Bienenweibchen in die Nester transportieren lassen, wo sie ihre weitere Entwicklung zum ausgewachsenen Käfer durchmachen.

Die Ölkäfer und einige Schmalbauchwespen verhalten sich anfänglich als reine Futterparasiten, dringen aber im Lauf ihrer Entwicklung durch die Zellzwischenwände in benachbarte Brutzellen ein und fressen ihren Inhalt einschliesslich der Bienenlarven (52). Damit leiten die beiden Gruppen zu den echten *Raubparasiten* über, deren Larven nicht die Pollen-Nektar-Vorräte, sondern die Bienenlarven selber befallen. Wichtige Raubparasiten der einheimischen Wildbienen sind gewisse *Buntkäfer* (Cleridae), viele *Wollschweber* (Bombyliidae), zahlreiche *Schlupf*- (Ichneumonoidea) und *Erzwespen* (Chalcidoidea), einige *Goldwespen* (Chrysididae), *Ameisenwespen* (Mutillidae) u. a.


39 *Sphecodes crassus*


40 *Coelioxys spec.*

Kuckucksbienen


41 *Nomada flavopicta*


42 *Epeoloides coecutiens*


43 *Psithyrus campestris*

9. Blütenbesuch der Wildbienen

Die Wildbienen ernähren sich sowohl während ihrer Entwicklung als auch als Imagines ausschliesslich von *Blütenprodukten.* Während die Bienenmännchen und -weibchen für die eigene Ernährung Nektar saugen, tragen die Weibchen für die Larven Pollen und Nektar oder in vereinzelten Fällen Pollen und Blütenöl als Nahrungsvorrat in die Brutzellen der Nester ein.

Das besuchte Blütenspektrum beim *Nektarerwerb* ist meist weit, Spezialisierungen auf bestimmte Pflanzengruppen treten hier nach unserem heutigen Wissen nicht auf (18, 52).

Dagegen besuchen bestimmte Wildbienen beim *Pollensammeln* nur ganz bestimmte Pflanzen. Solche Pollenspezialisten werden als *oligolektische Arten* bezeichnet (vgl. Fotos 1, 3, 5, 15, 35, 44, 45). Die Weibchen dieser spezialisierten Arten sammeln den Pollen in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet auch beim Vorhandensein anderer Pollenquellen ausschliesslich auf ganz bestimmten Pflanzenarten. Rund ein Drittel der einheimischen nestbauenden Bienenarten sind oligolektisch (52). Die Oligolektie kann verschieden streng ausgebildet sein: bestimmte Bienenarten sammeln Pollen nur auf einer bestimmten Pflanzengattung, wie z. B. die Sägehornbiene *Melitta haemorrhoidalis* auf Glockenblume (Gattung *Campanula*), andere auf mehreren Pflanzengattungen innerhalb einer Pflanzenfamilie, wie z. B. die Sandbiene *Andrena lathyri* auf den beiden zur Familie der Schmetterlingsblütler *(Fabaceae)* zählenden Gattungen Wicke *(Vicia)* und Platterbse *(Lathyrus),* und nochmals andere auf fast allen Gattungen einer Pflanzenfamilie, wie z. B. die Mauerbiene *Osmia spinulosa* auf den verschiedensten Korbblütlern (Familie *Asteraceae*).

Die in der mitteleuropäischen Fauna vorkommenden Bienen haben zu nicht weniger als 23 verschiedenen Pflanzenfamilien oligolektische Beziehungen entwickelt (52). In der folgenden Tabelle sind die Pflanzenfamilien und Pflanzengattungen aufgeführt, die für die oligolektischen Bienen von Wichtigkeit sind (52):

Pflanzenfamilien, auf die sich Bienen spezialisiert haben	**Pflanzengattungen, auf die sich Bienen spezialisiert haben**
Hahnenfussgewächse *(Ranunculaceae)*	Hahnenfuss *(Ranunculus)*
Rosengewächse *(Rosaceae)*	Fingerkraut *(Potentilla)*
Schmetterlingsblütler *(Fabaceae)*	Wicke *(Vicia)*, Platterbse *(Lathyrus)*, Zwergginster *(Chamaecytisus)*
Weiderichgewächse *(Lythraceae)*	Weiderich *(Lythrum)*
Nachtkerzengewächse *(Onagraceae)*	Weidenröschen *(Epilobium)*
Leingewächse *(Linaceae)*	Lein *(Linum)*
Doldenblütler *(Apiaceae)*	
Zistrosengewächse *(Cistaceae)*	Sonnenröschen *(Helianthemum)*
Kreuzblütler *(Brassicaceae)*	
Resedengewächse *(Resedaceae)*	Resede *(Reseda)*

Weidengewächse *(Salicaceae)*	Weide *(Salix)*
Kürbisgewächse *(Cucurbitaceae)*	Zaunrübe *(Bryonia)*
Malvengewächse *(Malvaceae)*	
Heidekrautgewächse *(Ericaceae)*	Heidelbeere *(Vaccinium)*
Primelgewächse *(Primulaceae)*	Gilbweiderich *(Lysimachia)*
Kardengewächse *(Dipsacaceae)*	Witwenblume *(Knautia)*, Skabiose *(Scabiosa)*, Abbisskraut *(Succisa)*
Windengewächse *(Convolvulaceae)*	Winde *(Convolvulus)*
Rauhblattgewächse *(Boraginaceae)*	Natternkopf *(Echium)*, Ochsenzunge *(Anchusa)*, Wachsblume *(Cerinthe)*, Beinwell *(Symphytum)*
Braunwurzgewächse *(Scrophulariaceae)*	Ehrenpreis *(Veronica)*, Zahntrost *(Odontites)*
Lippenblütler *(Lamiaceae)*	
Glockenblumengewächse *(Campanulaceae)*	Glockenblume *(Campanula)*, Jasione *(Jasiona)*
Korbblütler *(Asteraceae)*	
Liliengewächse *(Liliaceae)*	Lauch *(Allium)*

Tab. 3: Die für oligolektische Bienenarten Mitteleuropas wichtigen Pflanzenfamilien bzw. Pflanzengattungen

Besonders ausgeprägt ist ein oligolektisches Verhalten bei vielen *«Ölbienen»*. Aus den Tropen waren schon seit längerer Zeit Pflanzen bekannt, die in ihren Blüten keinen Nektar, sondern fette Öle produzieren, die von streng spezialisierten Bienen mit Hilfe besonderer Vorrichtungen an den Beinen gesammelt und zusammen mit Pollen in die Nester transportiert werden (48). Die Larven dieser Ölbienen ernähren sich nicht, wie sonst bei Bienen üblich, von Pollen und Nektar, sondern sie leben von einem Gemisch aus *Pollen und Blütenöl.* Weltweit sind mittlerweile gegen 2500 Pflanzenarten mit Öldrüsen bekannt, die zu zehn verschiedenen Pflanzenfamilien gehören. Ölsammelnde Bienen wurden in den Familien Melittidae, Ctenoplectridae, Anthophoridae und Apidae nachgewiesen (12).

Erst kürzlich wurde bekannt, dass auch in Mitteleuropa Ölbienen und Ölblumen vorkommen (49).

Bei den einheimischen Ölblumen handelt es sich um die zwei Gilbweiderich-Arten *Lysimachia vulgaris* und *L. nummularium*, die zu den Primelgewächsen (Primulaceae) gehören. Das Blütenöl der beiden vorwiegend an feuchten Stellen wachsenden, gelbblühenden Gilbweiderich-Arten wird zusammen mit dem Pollen von den zwei zu den Melittidae zählenden Schenkelbienen *Macropis labiata* und *M. fulvipes* gesammelt, die streng auf *Lysimachia* spezialisiert sind (vgl. Foto 45). Schenkelbienen sind Bodennister; bedingt durch die Wuchsorte von *Lysimachia* sind sie häufig gezwungen, ihre Nester an feuchten Stellen anzulegen, wo die Gefahr einer Verpilzung der Pollen-Öl-Vorräte in den Brutzellen gross ist. Es wird vermutet, dass die Schenkelbienen das Blütenöl nicht nur als Larvennahrung verwenden, sondern es zusätzlich für die Imprägnierung der Nestgänge und Brutzellen benutzen (13).

Da die Gilbweiderich-Blüten keinen Nektar anbieten, müssen die Schenkelbienen ihren eigenen Energiebedarf auf anderen, nektarliefernden Pflanzen decken.

Nicht zu verwechseln mit der Oligolektie, die vermutlich genetisch fixiert ist und sich auf eine Bienen*art* bezieht, ist die sogenannte *Blütenstetigkeit.* Damit bezeichnet man ein meist nur kurzfristig erlerntes Verhalten eines Bienen*individuums*, das während eines Pollensammelfluges konstant nur eine Pflanzenart besucht, während die Biene zu einem späteren Zeitpunkt oder andere Individuen derselben Art auf ganz anderen Pflanzenarten Pollen sammeln können.

Die Mehrzahl der einheimischen Bienenarten verhalten sich beim Pollensammeln opportunistisch, nutzen das jeweilige Blütenangebot vielfältig und sammeln auf allen möglichen Pflanzen Pollen. Man bezeichnet diese Arten als Pollengeneralisten oder *polylektische Arten.*

Beim Vergleich des Pollensammelverhaltens zweier nahe verwandter Bienenarten, die beide im Schaffhauser Randen vorkommen und leere Schneckengehäuse als Nistplatz benutzen, zeigt sich der Unterschied zwischen Oligolektie und Polylektie deutlich (Abb. 29). *Osmia spinulosa* sammelt Pollen ausschliesslich auf Pflanzenarten, die zur Familie der Korbblütler (Asteraceae) gehören (vgl. Kap. 3), während *Osmia bicolor* ein Beispiel für eine ausgesprochen polylektische Art ist: pollenanalytisch untersuchte Larvenvorräte von *O. bicolor* aus zehn Brutzellen setzten sich aus dem Pollen von nicht weniger als zwölf verschiedenen Pflanzenfamilien zusammen.

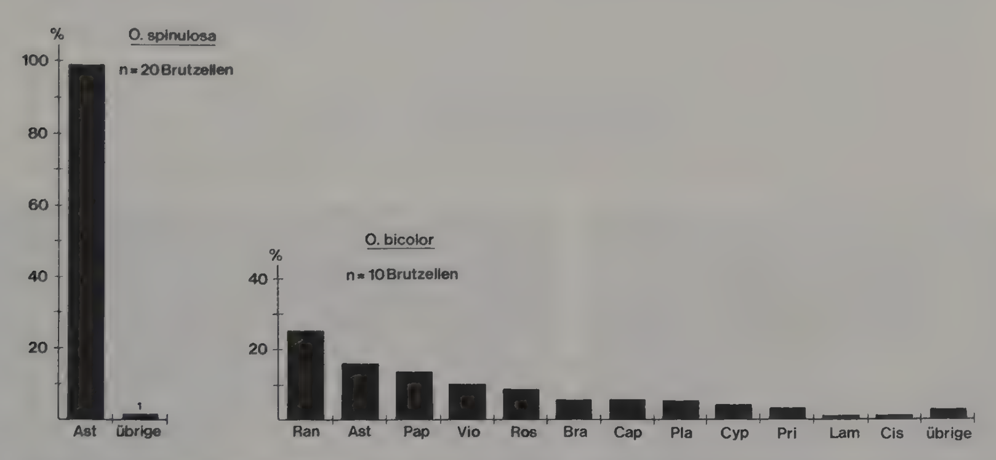


Abb. 29: Pollenzusammensetzung der Larvenvorräte aus 20 Brutzellen von *Osmia spinulosa* bzw. 10 Brutzellen von *Osmia bicolor* im Schaffhauser Randen

Ast = Korbblütler; Ran = Hahnenfussgewächse; Pap = Schmetterlingsblütler; Vio = Veilchengewächse; Ros = Rosengewächse; Bra = Kreuzblütler; Cap = Geissblattgewächse; Pla = Wegerichgewächse; Cyp = Sauergrasgewächse; Pri = Primelgewächse; Lam = Lippenblütler; Cis = Zistrosengewächse. Aus (34).

Zwischen Oligolektie und Polylektie gibt es breite Übergänge. Die Trennung zwischen den beiden verschiedenen Pollensammelmethoden ist nicht so scharf, wie dies die beiden Begriffe scheinbar zum Ausdruck bringen. Auch sogenannt polylektische Arten können in bezug auf das Pollensammeln mehr oder weniger eingeschränkt sein und gewisse Pflanzengruppen völlig meiden oder eine Vorliebe für bestimmte Pflanzengattungen oder -familien zeigen, ohne jedoch völlig von ihnen abhängig zu sein.

So besucht die im Randen auf extensiv genutzten Wiesen nicht seltene Furchenbiene *Lasioglossum xanthopus* (vgl. Foto 46) bevorzugt die Wiesensalbei *(Salvia pratensis)*, kann aber bei ihrem Fehlen auch auf Korbblütlern (Asteraceae), Kreuzblütlern (Brassicaceae) oder Glockenblumengewächsen (Campanulaceae) beim Pollensammeln beobachtet werden (52).

Oder: die Wollbiene *Anthidium manicatum* (vgl. Foto 47) kann als eingeschränkt polylektische Art bezeichnet werden, da sie die Larvenvorräte zur Hauptsache auf Pflanzen sammelt, die zu den beiden Familien Schmetterlingsblütler (Fabaceae) und Lippenblütler (Lamiaceae) gehören (52).

Die meisten Bienenforscher sind sich darin einig, dass die Oligolektie stammesgeschichtlich ursprünglich, die Polylektie dagegen eine abgeleitete Form des Pollensammelverhaltens ist und erst sekundär erworben wurde (51, 52). Als Begründung wird angeführt, dass einerseits die primitivsten Glieder der meisten Bienenfamilien oligolektisch sind und andererseits die Bienenfamilie Melittidae, welche möglicherweise die Ausgangsgruppe der Bienen darstellt (32), den höchsten Prozentsatz an oligolektischen Arten aufweist.

Die ökologischen Faktoren, welche Oligolektie bzw. Polylektie begünstigen, sind noch unklar. Die Oligolektie könnte als Strategie zur Vermeidung von Nahrungskonkurrenz gedeutet werden, und tatsächlich ist der Prozentsatz oligolektischer Bienenarten dort am grössten, wo auch die Artenvielfalt am höchsten ist (29). Andere Autoren messen der Konkurrenzvermeidung für die Entstehung der Oligolektie keine Bedeutung zu, sondern sehen den Vorteil der Oligolektie in einer effektiveren Ausbeutung von Blüten. So weiss der Echium-Spezialist *Osmia anthocopoides* die Blüten des Natternkopfes *(Echium vulgare)* im Vergleich zu polylektischen Arten effizienter zu nutzen und erbringt eine entsprechend höhere Sammelleistung pro Zeiteinheit (43).

Der Vorteil der Polylektie dürfte in einer Vergrösserung des Nahrungsangebotes unter gleichzeitiger Verminderung der Abhängigkeit von bestimmten Pflanzen liegen. So sind beispielsweise praktisch alle sozial lebenden Bienen polylektisch. Sie können es sich nicht erlauben, oligolektisch zu sein, da ihre teils individuenreichen Staaten einerseits grössere Nahrungsmengen benötigen, andererseits die Lebensdauer der Kolonien die Blühdauer einzelner Pflanzenarten oder -gruppen in aller Regel übertreffen dürfte.

Blütenbesuch – Verhältnisse im Schaffhauser Randen

Knapp ein Viertel (24,1 %) oder 26 der insgesamt 108 nestbauenden Bienenarten im Schaffhauser Randen sind oligolektisch, beschränken sich also beim Pollensammeln ausschliesslich auf eine oder mehrere Gattungen einer Pflanzenfamilie. Von den oligolektischen Arten sind im Randen acht auf Schmetterlingsblütler *(Fabaceae)*, sechs auf Korbblütler *(Asteraceae)* und eine auf Doldenblütler *(Apiaceae)* spezialisiert. Nicht weniger als sechs Arten sammeln nur auf Glockenblumen *(Campanula)* Pollen, und je eine Bienenart ist auf Hahnenfuss *(Ranunculus)*, Ehrenpreis *(Veronica)*, Resede *(Reseda)*, Zaunrübe *(Bryonia)* bzw. Weide *(Salix)* als Pollenquelle angewiesen (Abb. 30).



44 *Colletes similis*



46 *Lasioglossum xanthopus*

Blütenbesuch



45 *Macropis labiata*



47 *Anthidium manicatum*



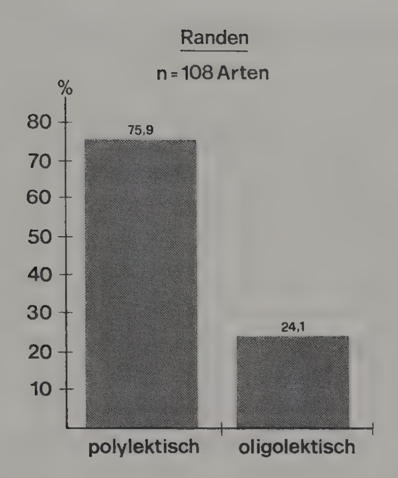


Abb. 30: Anteile der polylektischen und oligolektischen Arten unter den nestbauenden Bienen im Schaffhauser Randen Aus (34).

10. Die Paarungsstrategien der Männchen der Wildbienen

Bei den Bienen ist die Brutfürsorge allein Sache der Weibchen. Die kurzlebigeren Bienenmännchen beteiligen sich weder am Nestbau noch an den Verproviantierungsarbeiten, sondern sind während ihrer gesamten, nur wenige Wochen dauernden Flugzeit unermüdlich auf der Suche nach paarungswilligen Weibchen. Dazu haben sie je nach Art ganz unterschiedliche Strategien entwickelt.

Nach unserem heutigen Wissen verpaaren sich die Weibchen der meisten Bienen nur ein einziges Mal während ihres gesamten Lebens, und zwar kurz nach dem Schlüpfen aus den Brutzellen (1, 18). Späteren Paarungsversuchen von seiten der Männchen widersetzen sie sich in aller Regel.

Diese Verhaltenseigenschaft der Bienenweibchen hat zur Folge, dass diejenigen Männchen, die beim Erscheinen der ersten Weibchen bereits geschlüpft sind, einen selektiven Vorteil gegenüber später erscheinenden Männchen besitzen, da für erstere die Wahrscheinlichkeit höher ist, auf frisch geschlüpfte und damit noch unverpaarte Weibchen zu stossen. Die Selektion sollte deshalb ein frühes Erscheinen der Männchen begünstigen, und tatsächlich beobachtet man bei der überwiegenden Mehrzahl der einheimischen Bienen, dass die ersten Männchen jeweils einige wenige Tage vor den ersten Weibchen auftauchen *(Proterandrie)* bzw. der Schlüpfhöhepunkt der Männchen dem der Weibchen deutlich vorausgeht (Abb. 31).

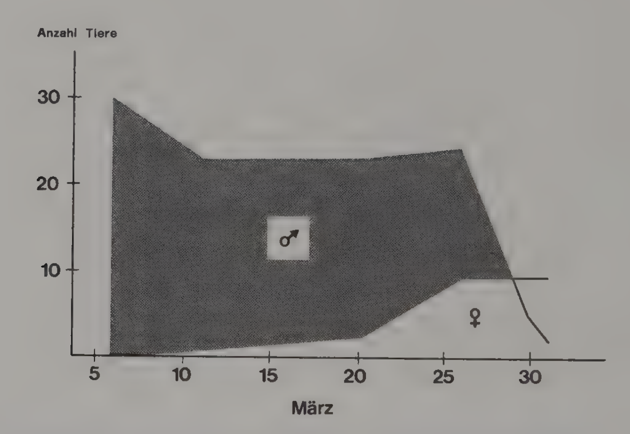


Abb. 31: Erscheinungszeit und Häufigkeit der beiden Geschlechter von *Osmia bicolor* zu Beginn der Flugzeit im Jahr 1989 im Untersuchungsgebiet Ladel (Merishausen)

Mass für die relativen Häufigkeiten von Männchen und Weibchen ist die entlang einer festen Transektlinie gezählte Anzahl Tiere (unveröffentlicht).

Eine Ausnahme von den oben geschilderten Verhältnissen bilden die Wollbienen *(Anthidium)*, bei welchen es die Weibchen sind, die als erste im Freien erscheinen *(Proterogynie)*. Hier allerdings verpaaren sich die Weibchen während ihres Lebens mehrfach und mit verschiedenen Männchen (1). Eine Theorie, die für die Bienen allerdings noch durch keine Untersuchungen erhärtet ist, besagt, dass im Fall von Mehrfachpaarungen die Spermien des Männchens, das als letztes vor der Eiablage mit einem Weibchen kopuliert, dessen Eier befruchten würden (46). Dies könnte die bei den Bienen unübliche Proterogynie der Wollbienen erklären, da den *Anthidium*-Männchen nicht nur kein selektiver Nachteil erwächst, wenn sie erst kurze Zeit nach den Weibchen schlüpfen, sondern sogar ein Vorteil, da der Beginn der Nestbauarbeiten und die ersten Eiablagen erst mehrere Tage nach dem Schlüpfen der Weibchen erfolgen.

Mehrfachpaarungen der Weibchen über deren gesamte Lebensspanne hinweg sind in der einheimischen Bienenfauna neben den Wollbienen *(Anthidium)* auch von den Zottelbienen *(Panurgus)* bekannt.

Bisher sind erst die Paarungsstrategien weniger Arten untersucht worden. Im folgenden sollen deshalb nur einige Fallbeispiele vorgestellt werden, welche die bei den einheimischen Bienen bisher beobachteten Strategien illustrieren sollen.

Mit Ausnahme der beiden Hummelarten *Bombus mendax* und *B. confusus*, von denen erstere eine alpine Verbreitung besitzt und letztere in der Nordschweiz zwar noch nicht nachgewiesen wurde, hier aber durchaus vorkommen könnte, sind alle in den folgenden Beispielen angeführten Arten auch in der Nordschweiz verbreitet.

(1) Die bodennistende Sandbiene *Colletes cunicularius* bildet an günstigen Stellen oft grosse Nestaggregationen. Die Männchen erscheinen meist einige Tage vor den Weibchen und schwärmen, manchmal zu Hunderten oder Tausenden, gemeinsam an den letztjährigen Nistplätzen in zickzackförmigem Flug dicht über der Erdoberfläche hin und her. Die frisch aus ihren Nestern schlüpfenden Weibchen werden ergriffen, und es kommt am Erdboden, auf Grashalmen oder auf einem nahen Gebüsch zur Paarung (vgl. Foto 48). Häufig ist die Dichte der schwärmenden Männchen so gross, dass ein eben geschlüpftes Weibchen von mehreren Männchen gleichzeitig entdeckt und ergriffen wird und es zur Bildung von ganzen Männchenknäueln um ein einziges Weibchen kommt. Bisweilen graben sich die Männchen sogar ein Stück weit zu den schlüpfenden Weibchen vor, die sich bereits unterhalb der Erdoberfläche durch ihre Grabgeräusche und durch ihren Geruch verraten. (14)

(2) Die Männchen einiger *Andrena*-Arten umschwärmen auf individuellen Flugbahnen Sträucher, niedrige Bäume u. ä. Sie markieren entlang der Flugbahnen bestimmte Stellen wie z. B. Blätter, Blattstiele, Grashalme oder Knospen mit Duftstoffen aus den Mandibeldrüsen (Abb. 32), die auf die Weibchen und weitere Männchen anziehend wirken. Die Flugbahnen mehrerer Männchen können sich weit überlappen, und um Büsche und Bäume herum bilden sich häufig kleine Männchenschwärme. (45)

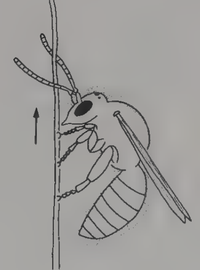


Abb. 32

(3) Ganz ähnlich wie bei *Osmia spinulosa* (vgl. Kap. 3) patrouillieren die Männchen der ebenfalls in leeren Schneckengehäusen nistenden Mauerbiene *Osmia bicolor* Flugbahnen ab. Anflugspunkte entlang der Flugbahnen, die nicht durch Duftstoffe markiert werden, sind aber im Gegensatz zu *O. spinulosa* nicht nur die Blüten der Pollen- und Nektarpflanzen der Weibchen, sondern zusätzlich auch die potentiellen Nist- und Schlafplätze der Weibchen, nämlich leere Schneckengehäuse (Abb. 33; vgl. Foto 49). Meist bilden die Flugbahnen mehrerer Männchen ein dichtes Netz, ohne dass es zu aggressiven Interaktionen zwischen den bahnfliegenden Individuen kommen würde. Der Grund für die Unterschiede in der Wahl der Paarungsorte bei den beiden *Osmia*-Arten dürfte in einer unterschiedlich grossen Auffindewahrscheinlichkeit der Weibchen an Blüten liegen. Die Männchen von *O. bicolor* können ihre Chancen, auf arteigene Weibchen zu treffen, welche als Pollengeneralisten mehr oder weniger wahllos auf den unterschiedlichsten Pflanzen Larvenproviant sammeln (vgl. Abb. 29 in Kap. 9), beträchtlich erhöhen, wenn sie zusätzlich Schneckengehäuse kontrollieren. Die Weibchen von *O. spinulosa* sind als Pollenspezialisten dagegen für die Männchen berechenbarer und mit grosser Wahrscheinlichkeit an den abpatrouillierten Korbblütler-Blütenköpfen anzutreffen, so dass die Männchen nicht noch zusätzlich Schneckenschalen als potentielle Nist- und Schlafplätze der Weibchen abpatrouillieren müssen. (34)

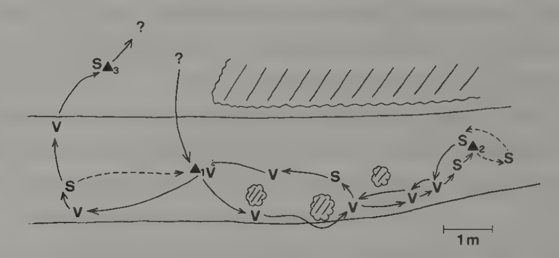


Abb. 33: Flugbahn eines Männchens von *Osmia bicolor*
V = Veilchenpflanze (Viola hirta); S = leere Schneckengehäuse. Aus (34).

(4) Die Männchen der meisten Hummelarten *(Bombus)* befliegen individuelle Bahnen, welche über Tage und Wochen konstant eingehalten und immer in der gleichen Richtung durchflogen werden. Häufig kreuzen sich die Bahnen mehrerer Männchen. Je nach Hummelart befinden sich die abpatrouillierten Bahnen in der Wipfelregion von Bäumen (Abb. 34), auf Höhe von Sträuchern und Büschen oder nahe der Erdoberfläche. Auf ihren Rundflügen legen die Männchen wiederholt an Geländepunkten (Astspitzen, Blätter eines Busches oder Baumes, Grasrispen, Steine am Erdboden, Wurzelnischen u. ä.) kurze Flugpausen ein. Die Anflugspunkte werden regelmässig mit einem artspezifischen Sekret aus den Labialdrüsen duftmarkiert. Zur Paarung kommt es, wenn Jungköniginnen gezielt die Duftpunkte der Flugbahnen artgleicher Männchen aufsuchen. (21, 44)

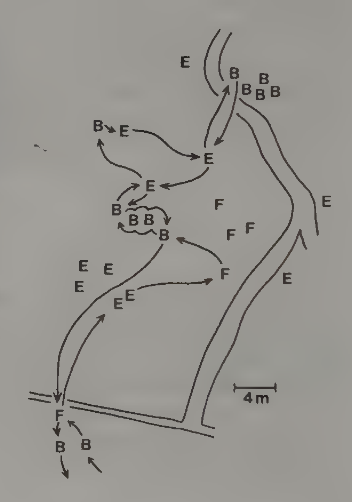
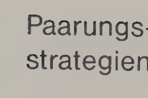


Abb. 34: Flugbahn eines Männchens von *Bombus lapidarius*
Anflugspunkte, an denen Duftmarken
gesetzt werden, sind B = Buche, E = Eiche, F = Föhre.
Höchste Punkte 15–18 m hoch.
Aus (21), verändert.





48 *Colletes cunicularius*



49 *Osmia bicolor*



51 *Anthidium manicatum*



50 *Bombus confusus*

(5) Wie ihre riesigen Komplexaugen bereits vermuten lassen (Abb. 35), besitzen die Männchen der beiden mitteleuropäischen Hummelarten *Bombus mendax* und *B. confusus* eine Paarungsstrategie, die deutlich verschieden von der anderer Hummeln ist. Die Männchen der beiden Arten besetzen Territorien, die zumindest bei *B. mendax* duftmarkiert sind. Die kontrollierten Reviere erreichen bei *B. mendax* eine Grösse von 2–4 m², bei *B. confusus* einen Durchmesser von 10–15 m. In ihren Territorien überwachen die Männchen die Umgebung von einem erhöhten Punkt aus (Stein, Felsblock, Strauch, Staude u. ä.) und stürzen sich auf vorbeifliegende Jungköniginnen (vgl. Foto 50). In regelmässigen Abständen machen die Männchen von ihren Lauerposten aus kurze schleifenförmige Kontrollflüge durch ihr Revier. (23, 41)

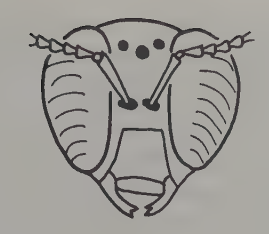


Abb. 35
Aus (3), verändert.

(6) Besonders eindrücklich ist das Territorialverhalten der Wollbiene *Anthidium manicatum*. Die Männchen dieser Art verteidigen im Bereich der Nahrungspflanzen der Weibchen kleine, meist weniger als 1 m² grosse Territorien und paaren sich mit den Weibchen, die in ihren Revieren Pollen und Nektar sammeln (vgl. Foto 51). Auf ihren schnellen, aber typischerweise immer wieder durch kurze Schwebephasen unterbrochenen Kontrollflügen durch ihre Territorien stürzen sich die Männchen nicht nur in sexueller Absicht auf blütenbesuchende Weibchen bzw. in aggressiver Absicht auf artgleiche Männchen, sondern sie vertreiben auch zahlreiche andere blütenbesuchende Insekten wie z. B. Honigbienen, Hummeln oder Schwebfliegen aus ihren Revieren, indem sie die Eindringlinge in vollem Flug von der Seite her mit gekrümmtem Hinterleib rammen und dabei die Stacheln der letzten beiden Hinterleibssegmente als Waffe einsetzen (Abb. 36). Nicht selten werden die angegriffenen Insekten dabei an den Flügeln bis zur Flugunfähigkeit verletzt. Möglicherweise dient das Vertreiben anderer Insekten aus den Revieren der Sicherung eines genügend hohen Nahrungsangebotes, so dass die Territorien für die pollen- und nektarsammelnden Weibchen attraktiv bleiben. Um die Territorien sind dauernd Kämpfe zwischen verschiedenen Männchen im Gang, und entsprechend häufig wechseln deren Besitzer. Durchschnittlich wird ein Revier 4–7 Tage, im Maximum aber bis zu 30 Tage beibehalten. Nicht allen Männchen gelingt es, eigene Territorien zu besetzen. Kleine Männchen sind den dominanten Revierbesitzern meist unterlegen. Bei ihnen beobachtet man eine alternative Paarungsstrategie. Sie fliegen unauffällig in Bodennähe in den Territorien dominanter Männchen umher und versuchen sich, unbemerkt von den Revierinhabern, blütenbesuchenden Weibchen zu nähern. Ihr Paarungserfolg ist jedoch, verglichen mit revierbesitzenden Männchen, nur klein. (22, 42, 54)



Abb. 36

Wie die aufgeführten Beispiele zeigen, suchen die Männchen in ihren Fluggebieten nicht zufällig nach artgleichen Weibchen, sondern sie konzentrieren ihre Aktivitäten auf Stellen, an denen eine grössere Wahrscheinlichkeit besteht, auf unverpaarte Weibchen zu treffen (1). Bei den Bienen sind die *«Rendezvous-Plätze»* der beiden Geschlechter meist *Nistplätze* (Bsp. 1, 3) oder *Blüten* (Bsp. 3, 6), seltener *Landmarken* (Bsp. 2, 4, 5).

Die Männchen kontrollieren auf der Suche nach Weibchen Nistplätze in der Regel nur dann, wenn zahlreiche Nester auf engem Raum nebeneinander angelegt sind. Die Kontrolle von einzelnen und nur schwierig zu lokalisierenden Nestern lohnt sich für die Männchen kaum. Für sehr viele Bienen sind Blüten die wichtigsten Paarungsorte. Besonders die Männchen oligolektischer Arten (vgl. Kap. 9) suchen bevorzugt auf den Pollen- und Nektarquellen ihrer Weibchen nach paarungs-

willigen Geschlechtspartnerinnen. Sind die Nester weit verstreut und sammeln die Weibchen auf allen möglichen Pflanzen Pollen und Nektar, können die Rendezvous-Plätze Landmarken sein wie z. B. Gebüsche, Bäume, Steine oder Hügelkuppen. Hier warten die Männchen sitzend oder patrouillierend auf zufällig vorbeikommende Weibchen oder locken sie mit Duftstoffen an. Häufig beobachtet man auch Männchen, die auf ihren Suchflügen verschiedene Typen von möglichen Paarungsorten kontrollieren. So suchen die Männchen vieler Arten beispielsweise gleichzeitig Blüten und Nistplätze ab (Bsp. 3).

In der Art und Weise wie die Rendezvous-Plätze kontrolliert werden, gibt es zwischen den Arten grössere Unterschiede. Grundsätzlich können die Männchen einerseits bestimmte Rendezvous-Plätze aggressiv gegen artgleiche Männchen verteidigen, so dass es zur Ausbildung von *Territorien* kommt (Bsp. 5, 6), oder sie können andererseits zu mehreren in einem begrenzten Raum *ohne aggressive Interaktionen* gleichzeitig nach Weibchen suchen (Bsp. 1, 2, 3, 4). Weiter können die Männchen entweder an den Rendezvous-Plätzen auf vorbeifliegende oder ankommende Weibchen *warten* (Bsp. 5), oder sie können die potentiellen Paarungsorte in raschem Flug zufällig (Bsp. 1) oder auf mehr oder weniger festgelegten Bahnen (Bsp. 2, 3, 4, 6) *abpatrouillieren.* Das Anbringen von Duftmarken an bestimmten Stellen in ihren Fluggebieten, wie z. B. an Pflanzenhalmen, an Blattwerk von Büschen und Bäumen oder an Steinen, ist für die Männchen vieler Bienenarten charakteristisch (Bsp. 2, 4, 5). Die Markierungsstoffe dürften der Kommunikation zwischen und innerhalb der Geschlechter dienen, ihre genaue Rolle im Paarungsgeschehen ist aber oft nur ungenau geklärt.

11. Gefährdung und Schutz der Wildbienen

Die Wildbienen sind in ihrer Gesamtheit eine stark gefährdete Insektengruppe. In den letzten drei Jahrzehnten hat in ganz Mitteleuropa eine beispiellose Verarmung *sowohl in der Arten- als auch in der Individuenzahl* stattgefunden. Die Wildbienen teilen damit ihr Schicksal mit zahlreichen anderen Tier- und Pflanzengruppen.

Der gravierende Rückgang der Wildbienen zeigt sich beim Studium der Roten Listen. In einer kürzlich zusammengestellten, aber noch nicht veröffentlichten Roten Liste der Bienen der Schweiz sind von den rund 550 hier bisher festgestellten Arten nicht weniger als 239 Arten als ausgestorben, vom Aussterben bedroht, stark gefährdet oder gefährdet aufgeführt. Von weiteren 94 Bienen ist der Gefährdungsstatus unklar, da von diesen Arten nur wenige Funde vorliegen und kaum etwas über ihre Biologie bekannt ist; bei einem besseren Kenntnisstand müssten vermutlich viele von ihnen ebenfalls zu den bedrohten Arten gezählt werden. Fast 80 ehemals nachgewiesene Arten konnten in den letzten dreissig Jahren auf der Alpennordseite nicht mehr aufgefunden werden, auf der Alpensüdseite sind es gut 50 Arten, die seit längerer Zeit verschollen sind (5).

Es ist leider davon auszugehen, dass die Rote Liste der Wildbienen in den kommenden Jahren länger wird und eine grosse Zahl weiterer Wildbienenarten ganz aus unserem Land verschwinden werden, da sie nur noch in kleinen, inselartig verstreuten Restpopulationen verbreitet sind und auf längere Sicht kaum noch Überlebenschancen besitzen.

Der schwerwiegendste Grund für den alarmierenden Rückgang der Wildbienen liegt in der *Zerstörung ihrer Lebensräume.* Die durch unser fragwürdiges Konsumverhalten und unsere Politik verursachte Intensivierung der Land- und Forstwirtschaft und die ungehemmte Bautätigkeit führten in den letzten Jahrzehnten zu einer Ausräumung und Monotonisierung der Landschaft und hatten die Zerstörung und Beeinträchtigung der Nahrungs- und Nisträume der Wildbienen in einem grossen Ausmass zur Folge.

Die Wildbienen sind auf ein grosses und vielfältiges Angebot an *Blütenpflanzen* angewiesen (vgl. Kap. 9). Die Spezialisten unter ihnen kommen nur dort vor, wo sie ihre spezifischen Nahrungspflanzen finden. Unkrautfluren und extensiv genutzte Wiesen mit einer grossen Pflanzenvielfalt aber wurden zu Ackerland oder zu ertragreichen Fettwiesen umgewandelt oder mussten Überbauungen weichen. An die Stelle der einst breiten und blütenreichen Wald- und Heckensäume traten intensiv genutztes Wies- und Ackerland oder Wege und Strassen.

Ebenso wichtig wie die Nahrungsquellen sind geeignete *Nistmöglichkeiten* für die Wildbienen (vgl. Kap. 6). Im Zuge der Rationalisierung und Intensivierung oder aus falsch verstandenem Ordnungssinn wurden aber oft gerade die für die Nestanlage wichtigen Kleinstrukturen zerstört. Die Beseitigung von Fels- und Totholzstrukturen, die Zerstörung von Hecken und Brachflächen, die Versiegelung von Plätzen und Wegen und die Befestigung von Erd-, Ufer- und Weganrissen führten zu einer Verknappung der Nistplätze.

Für das Vorkommen der Wildbienen ist die *Kombination* ihrer Nahrungsquellen mit den geeigneten Nistmöglichkeiten in begrenzter räumlicher Distanz notwendig (vgl. Kap. 4). In ihren Nahrungs- und/oder Nistansprüchen stark spezialisierte Bienenarten haben unter der intensiven Nutzung und Verbauung unserer Landschaft deshalb besonders zu leiden.

Die in unseren Gärten und auf Landwirtschaftsflächen eingesetzten *Pestizide* dürften ein weiterer Gefährdungsfaktor für die Wildbienen sein und lokal zum Verschwinden ganzer Bienenpopulationen führen (52). Die Giftstoffe können einen direkten Einfluss auf die Bienenimagines haben oder indirekt über die gesammelten Nahrungsprodukte die Larven in den Brutzellen betreffen.

Für die Gefährdung einzelner Arten wird auch ein *Einfluss des Klimas* nicht ausgeschlossen (52). Die seit Mitte unseres Jahrhunderts zu beobachtende allmähliche Änderung hin zu einem stärker atlantisch geprägten Klima mit feuchteren und weniger heissen Sommern und milderen Wintern mag teilweise für den Rückgang stark wärmeliebender Bienenarten verantwortlich sein. Klimatische Einflüsse spielen aber im Zusammenhang mit der Gefährdung der Wildbienenbestände mit Sicherheit nur eine kleine Rolle.

Die *Honigbiene* ist ein ernst zu nehmender Nahrungskonkurrent der Wildbienen (51, 52). Durch ihr meist massenhaftes Auftreten, durch die Wärmeregulierung im Stock, die ihr eine längere Tagesaktivität erlaubt, durch die Fähigkeit, Informationen mittels der «Tanzsprache» auszutauschen, und durch ihre Anspruchslosigkeit in bezug auf ihre Pollen- und Nektarquellen besitzt die Honigbiene erhebliche Wettbewerbsvorteile gegenüber den Wildbienen, welche durch die Ausräumung der Landschaft bereits eines grossen Teiles ihrer Nahrungs- und Nisträume beraubt sind. In dieser Situation kann der Konkurrenzdruck von seiten der Honigbiene die Lage für die Wildbienen mancherorts noch weiter verschärfen, da die von der Honigbiene entnommene Menge Pollen und Nektar direkt auf Kosten der Wildbienen geht.

Der Rückgang der Wildbienen hat Auswirkungen auf das ganze Naturgefüge. Die Wildbienen spielen im Naturhaushalt eine ebenso wichtige Rolle wie die Honigbiene und sind nicht nur für die Bestäubung vieler Wildpflanzen *unersetzlich,* sondern sind auch zu einem grossen Teil für den erfolgreichen Fruchtansatz zahl-

reicher Nutzpflanzen, wie z. B. von Obstbäumen und von Futterleguminosen, verantwortlich (52). Mit der Ausbreitung der Varroatose, welche die Imkerei vor schwerwiegende Probleme stellt, wird die Wichtigkeit der Wildbienen für einen funktionierenden Naturhaushalt in Zukunft weiter zunehmen. Ein Schutz der Wildbienen ist also auch aus wirtschaftlicher Sicht angezeigt.

Soll die heute in weiten Teilen Mitteleuropas stark verarmte Wildbienenfauna einen Teil ihrer ursprünglichen Artenvielfalt wiedererlangen, sind alle Massnahmen von grosser Bedeutung, welche die Nahrungsräume *(hohes, vielfältiges Blütenangebot)* und die Nisträume *(hohes Angebot an den verschiedensten Kleinstrukturen)* vermehren. **Langfristiges Ziel nicht nur des Wildbienenschutzes, sondern des Natur- und Umweltschutzes ganz allgemein, sollte die Wiederherstellung einer vielfältigen und kleinräumig strukturierten Landschaft sein mit extensiv genutzten Wiesen, breiten Wald- und Heckensäumen, Brachflächen, Ruderal- und Segetalfluren, breiten und blütenreichen Wegrändern, Hecken, Altholzinseln, Obstgärten, Naturgärten usw.** Von entscheidender Wichtigkeit ist dabei der konsequente Schutz der noch bestehenden wertvollen Wildbienenlebensräume, wie z. B. Sand-, Kies- und Lehmgruben, Extensivwiesen oder Brachflächen, wo Restbestände gefährdeter Arten vorhanden sind. Vor hier aus könnte bei einer Entschärfung der Naturschutzsituation die Wiederbesiedlung weiter Landschaftsteile erfolgen.

Dank der Tatsache, dass Wildbienen im Vergleich zu anderen gefährdeten Tiergruppen, wie z. B. Vögel, Amphibien oder Fledermäuse, im allgemeinen nur geringe Raumansprüche besitzen und bereits auf verhältnismässig kleinen Flächen grössere Populationen ausbilden können, sofern die entsprechenden Nist- und Nahrungsräume vorhanden sind und genügend nahe beieinander liegen, können *Naturgärten* wertvolle Wildbienenlebensräume sein. Durch eine entsprechende Auswahl von Blütenpflanzen und durch die gezielte Schaffung von Nistplätzen kann in Naturgärten eine hohe Artenvielfalt mit teilweise seltenen Arten erreicht werden.

Auf die vielfältigen Möglichkeiten, wie Gärten zu wertvollen Lebensräumen für Wildbienen umgestaltet werden können, soll hier nicht weiter eingegangen werden, da zu diesem Thema zwei ausführliche Broschüren erhältlich sind:

– Paul Westrich (1987): «Wildbienen-Schutz in Dorf und Stadt» (24 S.). – Arbeitsblätter zum Naturschutz Nr. 1 – Zu beziehen bei: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut für Ökologie und Naturschutz, Postfach 21 07 52, Bannwaldallee 32, D-7500 Karlsruhe 21.

– Franz Geiser (1989): «Bienen, Hummeln, Wespen: Schutz und Hilfe für Hautflügler» (16 S.) – SBN-Merkblatt Nr. 7. – Zu beziehen bei: Schweizerischer Bund für Naturschutz (SBN), Postfach, 4020 Basel.

Vor Illusionen sei im Zusammenhang mit den Naturgärten allerdings gewarnt. Obwohl Naturgärten für viele Wildbienenarten wertvolle Ersatzlebensräume sein

können, sind sie es längst nicht für alle und können deshalb nicht die alleinige Lösung für die Wiederherstellung des hohen Artenreichtums sein, wie er noch vor wenigen Jahrzehnten in unserer Feldflur zu beobachten war. **Vielmehr entscheidet darüber der politische Wille, in der Landwirtschaft, Forstwirtschaft und Raumplanung neue und einem modernen Natur- und Umweltschutz angepasste Weichen zu stellen. Von dieser Weichenstellung hängt nicht nur das Schicksal der Wildbienenfauna ab, deren Bedrohung nur ein kleiner Teilaspekt der gesamten Natur- und Umweltschutzproblematik ist, sondern ebenso das Schicksal der gesamten einheimischen Tier- und Pflanzenwelt.**

12. Die Bienen im Schaffhauser Randen – Eine Artenliste

In der folgenden Liste sind die im Schaffhauser Randen (BLN-Perimeter) während der beiden Untersuchungsjahre 1988 und 1989 aufgefundenen Bienenarten aufgelistet (34). Es handelt sich um insgesamt 144 Arten, wobei eine Art *(Lasioglossum nitidulum)* erst kürzlich nachgewiesen wurde und deshalb in den Kapiteln 6, 7 und 9 noch keine Berücksichtigung finden konnte. Da eine zweijährige Bearbeitungszeit nicht ausreicht, den gesamten Artenbestand in einem grösseren Gebiet zu erfassen, ist davon auszugehen, dass in den kommenden Jahren im Randen noch weitere Bienenarten entdeckt werden. Grob geschätzt ist noch mit dem Auftreten von 15–20 zusätzlichen Arten zu rechnen, so dass sich die Bienenfauna des Schaffhauser Randens ingesamt aus rund 160 Bienenarten zusammensetzen dürfte.

Die Artenliste wurde zusätzlich durch Angaben zu *Nistweise, Sozialverhalten* und *Blütenbesuch* ergänzt. Diese Zusatzangaben, die aus der Literatur entnommen wurden (52), bildeten die Grundlage für die ökologische Charakterisierung der Bienenfauna des Schaffhauser Randens in den Kapiteln 6, 7 und 9.

Nistweise: Die Zahlen nehmen auf die Einteilung der Nistweisen der einheimischen Wildbienen in Kapitel 6 Bezug:

1 *Selbstgegrabene Nester im Erdboden oder in Steilwänden*
2 *Selbstgenagte Nester*
  2a *im Mark dürrer Pflanzenstengel*
  2b *in Morschholz*
3 *Nester in Hohlräumen der verschiedensten Art (Käferfrassgänge in Altholz, hohle Pflanzenstengel; Erd-, Fels- und Mauerspalten, Hohlräume unter Steinen; Pflanzengallen; leere Schneckengehäuse)*
  3a *ausgeprägte Vorliebe für Käferfrassgänge in Altholz oder (seltener) für hohle Pflanzenstengel*
  3b *in leeren Schneckengehäusen*
2/3 *Selbstgenagte Nester in Mark/Morschholz und/oder Nester in vorgefundenen Hohlräumen wie Käferfrassgängen oder hohlen Pflanzenstengeln*
4 *Freinester aus Pflanzenharz oder mineralischem Mörtel an einem Substrat*
5 *Nester aus Wachszellen in grösseren Hohlräumen*
6 *Keine Nester, schmarotzende Lebensweise*

Sozialverhalten: Für die Definitionen der verschiedenen Ebenen des Sozialverhaltens *(solitär, kommunal, primitiv eusozial* und *hoch eusozial)* vgl. Kapitel 7. Für viele einheimische Furchenbienen *(Halictus, Lasioglossum)* ist noch unklar, ob sie eine solitäre oder eine soziale Lebensweise besitzen. Die betreffenden Arten sind in der folgenden Liste mit «solitär?» bezeichnet. Sie wurden für die Bestimmung des Prozentsatzes an sozialen Arten in Kapitel 7 vorläufig zu den solitären Arten gezählt.

Blütenbesuch: Beim Blütenbesuch wird zwischen *oligolektischen* (Pollenspezialisierung auf eine bestimmte Pflanzengattung bzw. Pflanzenfamilie) und *polylektischen* (Pollenquellen gehören zu zwei bis vielen Pflanzenfamilien) Bienenarten unterschieden, auch wenn die Trennung zwischen den beiden Gruppen nicht so scharf ist, wie dies die beiden Begriffe scheinbar zum Ausdruck bringen (vgl. Kap. 9). Mangels genügender Kenntnisse wurde aber darauf verzichtet, die polylektischen Arten weiter zu unterteilen.

Colletidae

	Nistweise	Sozialverhalten	Blütenbesuch
Hylaeus annularis (Kirby 1802)	2a/3	solitär	polylektisch
H. brevicornis Nylander 1852 / *gredleri* Förster 1871	2a/3	solitär	polylektisch
H. communis Nylander 1852	2a/3	solitär	polylektisch
H. confusus Nylander 1852	2a/3	solitär	polylektisch
H. cornutus Curtis 1831	2a/3	solitär	polylektisch
H. hyalinatus Smith 1842	2a/3	solitär	polylektisch
H. nigritus Fabricius 1798	3	solitär	Asteraceae
H. signatus (Panzer 1798)	2a/3	solitär	Reseda
H. sinuatus (Schenck 1853)	2a/3	solitär	polylektisch
H. styriacus Förster 1871	2a/3	solitär	polylektisch
Colletes similis Schenck 1853	1	solitär	Asteraceae

Halictidae

Dufourea dentiventris (Nylander 1848)	1	solitär	Campanula
Halictus maculatus Smith 1848	1	primitiv eusozial	polylektisch
H. rubicundus (Christ 1791)	1	primitiv eusozial	polylektisch
H. simplex Blüthgen 1923	1	primitiv eusozial?	polylektisch
H. tumulorum (Linnaeus 1758)	1	primitiv eusozial	polylektisch
Lasioglossum albipes (Fabricius 1781)	1	solitär?	polylektisch
L. calceatum (Scopoli 1763)	1	primitiv eusozial	polylektisch
L. fulvicorne (Kirby 1802)	1	solitär?	polylektisch
L. laevigatum (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
L. laticeps (Schenck 1868)	1	primitiv eusozial	polylektisch
L. lativentre (Schenck 1853)	1	solitär	polylektisch
L. leucopus (Kirby 1802)	1	solitär?	polylektisch
L. leucozonium (Schrank 1781)	1	solitär	polylektisch
L. malachurum (Kirby 1802)	1	primitiv eusozial	polylektisch
L. minutulum (Schenck 1853)	1	solitär?	polylektisch
L. morio (Fabricius 1793)	1	primitiv eusozial	polylektisch
L. nitidiusculum (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
L. nitidulum (Fabricius 1804)	1	solitär?	polylektisch
L. parvulum (Schenck 1853)	1	solitär?	polylektisch
L. pauxillum (Schenck 1853)	1	primitiv eusozial	polylektisch
L. punctatissimum (Schenck 1853)	1	solitär?	polylektisch
L. rufitarse (Zetterstedt 1838)	1	solitär	polylektisch
L. semilucens (Alfken 1914)	1	solitär?	polylektisch?
L. villosulum (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
L. xanthopus (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
L. zonulum (Smith 1848)	1	solitär	polylektisch
Sphecodes crassus Thomson 1870	6		
S. ephippius (Linnaeus 1767)	6		
S. ferruginatus Hagens 1882	6		
S. geofrellus (Kirby 1802)	6		
S. gibbus (Linnaeus 1758)	6		
S. hyalinatus Hagens 1882	6		
S. miniatus Hagens 1882 / *marginatus* Hagens 1882	6		
S. monilicornis (Kirby 1802)	6		
S. puncticeps Thomson 1870	6		

Andrenidae

Andrena bicolor Fabricius 1775	1	solitär	polylektisch
A. bucephala Stephens 1846	1	kommunal	polylektisch
A. chrysosceles (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
A. combinata (Christ 1791)	1	solitär	polylektisch
A. falsifica Perkins 1915	1	solitär	polylektisch
A. flavipes Panzer 1799	1	solitär	polylektisch
A. florea Fabricius 1793	1	solitär	Bryonia
A. fulva (Müller 1766)	1	solitär	polylektisch
A. fulvata Stoeckhert 1930	1	solitär	polylektisch
A. gravida Imhoff 1832	1	solitär	polylektisch
A. haemorrhoa (Fabricius 1781)	1	solitär	polylektisch
A. helvola (Linnaeus 1758)	1	solitär	polylektisch
A. humilis Imhoff 1832	1	solitär	Asteraceae
A. intermedia Thomson 1872	1	solitär	Fabaceae
A. jacobi Perkins 1921	1	kommunal	polylektisch
A. minutula (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
A. minutuloides Perkins 1914	1	solitär	polylektisch
A. nana (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
A. nigroaenea (Kirby 1802)	1	solitär	polylektisch
A. nitida (Müller 1776)	1	solitär	polylektisch
A. pandellei Pérez 1895	1	solitär	Campanula
A. proxima (Kirby 1802)	1	solitär	Apiaceae
A. rugulosa Stoeckhert 1935	1	solitär	polylektisch
A. strohmella Stoeckhert 1928	1	solitär	polylektisch?
A. subopaca Nylander 1848	1	solitär	polylektisch
A. vaga Panzer 1799	1	solitär	Salix
A. viridescens Viereck 1916	1	solitär	Veronica
A. wilkella (Kirby 1802)	1	solitär	Fabaceae

Melittidae

Melitta haemorrhoidalis (Fabricius 1775)	1	solitär	Campanula

Megachilidae

Trachusa byssina (Panzer 1798)	1	solitär	Fabaceae
Anthidium manicatum (Linnaeus 1758)	3	solitär	polylektisch
A. oblongatum (Illiger 1806)	3	solitär	polylektisch
A. punctatum Latreille 1809	3	solitär	polylektisch
A. strigatum (Panzer 1805)	4	solitär	polylektisch
Stelis minuta Lepeletier & Serville 1825	6		
S. ornatula (Klug 1807)	6		
S. punctulatissima (Kirby 1802)	6		
S. signata (Latreille 1809)	6		
Heriades truncorum (Linnaeus 1758)	3a	solitär	Asteraceae
Chelostoma campanularum (Kirby 1802)	3a	solitär	Campanula
C. distinctum Stoeckhert 1929	3a	solitär	Campanula
C. florisomne (Linnaeus 1758)	3a	solitär	Ranunculus
C. fuliginosum (Panzer 1798)	3a	solitär	Campanula

Osmia aurulenta (Panzer 1799)	3b	solitär	polylektisch
O. bicolor (Schrank 1781)	3b	solitär	polylektisch
O. claviventris (Thomson 1872)	2a	solitär	polylektisch
O. coerulescens (Linnaeus 1758)	3	solitär	polylektisch
O. leaiana (Kirby 1802)	3a	solitär	Asteraceae
O. leucomelana (Kirby 1802)	2a	solitär	polylektisch
O. parietina Curtis 1828	3a	solitär	polylektisch
O. pilicornis Smith 1846	?	solitär	polylektisch
O. ravouxi Pérez 1902	4	solitär	Fabaceae
O. rufa (Linnaeus 1758)	3	solitär	polylektisch
O. rufohirta Latreille 1811	3b	solitär	polylektisch
O. spinulosa (Kirby 1802)	3b	solitär	Asteraceae
O. xanthomelana (Kirby 1802)	4	solitär	Fabaceae
Megachile centuncularis (Linnaeus 1758)	3	solitär	polylektisch
M. ericetorum Lepeletier 1841	3	solitär	Fabaceae
M. nigriventris Schenck 1870	2b	solitär	Fabaceae
M. versicolor Smith 1844	2a/3	solitär	polylektisch
M. willughbiella (Kirby 1802)	2b/3	solitär	polylektisch
Coelioxys aurolimbata Förster 1853	6		
C. inermis (Kirby 1802)	6		

Anthophoridae

Anthophora acervorum (Linnaeus 1758)	1	solitär	polylektisch
Melecta punctata (Fabricius 1775)	6		
Eucera tuberculata (Fabricius 1793)	1	solitär	Fabaceae
Ceratina cyanea (Kirby 1802)	2a	solitär	polylektisch
Nomada bifasciata Olivier 1811	6		
N. bifida Thomson 1872	6		
N. castellana Dusmet 1913	6		
N. fabriciana (Linnaeus 1767)	6		
N. flava Panzer 1798	6		
N. flavoguttata (Kirby 1802)	6		
N. goodeniana (Kirby 1802) / *succincta* Panzer 1798	6		
N. hirtipes Pérez 1884	6		
N. integra Brullé 1832	6		
N. marshamella (Kirby 1802)	6		
N. panzeri Lepeletier 1841	6		
N. piccioliana Magretti 1883	6		
N. sexfasciata Panzer 1799	6		
N. signata Jurine 1807	6		

Apidae

Bombus hortorum (Linnaeus 1761)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. humilis Illiger 1806	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. hypnorum (Linnaeus 1758)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. lapidarius (Linnaeus 1758)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. lucorum (Linnaeus 1761)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. muscorum (Linnaeus 1758)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. pascuorum (Scopoli 1763)	5	primitiv eusozial	polylektisch

B. pratorum (Linnaeus 1761)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. subterraneus (Linnaeus 1758)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. sylvarum (Linnaeus 1761)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. terrestris (Linnaeus 1758)	5	primitiv eusozial	polylektisch
B. wurfleini Radoszkowski 1859	5	primitiv eusozial	polylektisch
Psithyrus barbutellus (Kirby 1802)	6		
P. bohemicus (Seidl 1837)	6		
P. rupestris (Fabricius 1793)	6		
P. sylvestris (Lepeletier 1832)	6		
Apis mellifera Linnaeus 1758	3	hoch eusozial	polylektisch

13. Literaturverzeichnis

(1) Alcock, J., E. M. Barrows, G. Gordh, L. J. Hubbard, L. Kirkendall, D. W. Pyle, T. L. Ponder & F. G. Zalom (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. – Zool. J. Linn. Soc., 64, 293–326.

(2) Alford, D. V. (1975): Bumblebees. – 352 S.; London (D. Poynter).

(3) Amiet, F. (1989): *Bombus* und *Psithyrus* – Bestimmungsschlüssel für die Schweiz. – Unveröffentlichtes Manuskript, 11 S.

(4) Amiet, F. (1989): Provisorische Liste der Bienen der Schweiz. – Unveröffentlichtes Manuskript, 26 S.

(5) Amiet, F. (in Vorb.): Rote Liste der Bienen der Schweiz. – Manuskript, 8 S.

(6) Bellmann, H. (1977): Beobachtungen zum Brutverhalten der Harzbiene *Anthidiellum strigatum* (Hymenoptera: Megachilidae). – Ent. Germ., 3, 356–361.

(7) Bellmann, H. (1981): Zur Ethologie mitteleuropäischer Bauchsammlerbienen (Hymenoptera, Megachilidae): *Osmia bicolor, O. aurulenta, O. rufohirta, Anthidium punctatum, Anthidiellum strigatum, Trachusa byssina.* – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., 53/54, 477–540.

(8) Bergstroem, G. & J. Tengoe (1977): Cleptoparasitism and Odor Mimetism in Bees: Do *Nomada* Males imitate the Odor of *Andrena* females? – Science, 196, 1117–1119.

(9) Bluethgen, P. (1926): *Stelis odontopyga* (Hym. Apidae). – Dt. Ent. Z., 1926, 192.

(10) Bohrer, K. (1987): Larvenernährung und Kastendifferenzierung bei *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae). – Diplomarbeit, Univ. Tübingen, 87 S.

(11) Brechtel, F. (1986): Die Stechimmenfauna des Bienwaldes und seiner Randbereiche (Südpfalz) unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie kunstnestbewohnender Arten. – Pollichia-Buch Nr. 9, 282 S.; Bad Dürkheim.

(12) Buchmann, S. L. (1987): The ecology of oil flowers and their bees. – Ann. Rev. Ecol. Syst., 18, 343–369.

(13) Cane, J. H., G. C. Eickwort, F. R. Wesley & J. Spielholz (1983): Foraging, Grooming and Mate-seeking Behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and Use of *Lysimachia ciliata* Oils in Larval Provisions and Cell Linings. – American Midland Naturalist, 110, 257–264.

(14) Cane, J. H. & J. Tengoe (1981): Pheromonal cues direct mate-seeking behavior of male *Colletes cunicularius* (Hymenoptera, Colletidae). – J. Chem. Ecol., 7, 427–436.

(15) Carré, S., & J. P. Py (1981): *Coelioxys rufocaudata* (Hymenoptera, Megachilidae) cleptoparasite de *Megachile rotundata* (Hymenoptera, Megachilidae) pollinisateur de la luzerne. – Apidologie, 12, 303–317.

(16) Correia, M. Maciel De Almeida (1980): Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* (Hym., Apoidea, Megachilidae). I. Aspect biologique et morphologique. – Apidologie, 11, 309–333.

(17) Duffield, R. M., J. W. Wheeler & G. C. Eickwort (1984): Sociochemicals of Bees. In: Bell, W. J. & R. T. Carde (Ed.): Chemical Ecology of Insects. – 524 S.; London (Chapman and Hall).

(18) Eickwort, G. C., & H. S. Ginsberg (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. – Ann. Rev. Ent., 25, 421–446.

(19) Friese, H. (1923): Die europäischen Bienen (Apidae). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. – 456 S., Berlin und Leipzig.

(20) Gehrs, C. (1902): Über den Nestbau von *Osmia spinulosa.* – Z. syst. Hym. Dipt., 2, 4.

(21) Haas, A. (1949): Arttypische Flugbahnen von Hummel-Männchen. – Z. vergl. Physiol., 31, 281–307.

(22) Haas, A. (1960): Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. – Z. f. Tierpsychol., 17, 402–416.

(23) Haas, A. (1976): Paarungsverhalten und Nestbau der alpinen Hummelart *Bombus mendax* (Hymenoptera: Apidae). – Ent. Germ., 3, 248–259.

(24) Jacobs, W., & M. Renner (1974): Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. – 635 S., Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).

(25) Knerer, G. (1980): Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* (Hymenoptera, Halictidae). – Zool. Jb. Syst., 107, 511–536.

(26) Krebs, J. R., & N. B. Davies (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. – 356 S.; Stuttgart (Georg Thieme Verlag).

(27) Krombein, K. V. (1967): Trap-nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests and Associates. – 570 S.; Washington (Smithsonian Press).

(28) Legewie, H. (1925): Zur Theorie der Staatenbildung. 1. Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus*. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 3, 619–684.
(29) Michener, C. D. (1979): Biogeography of the Bees. – Ann. Missouri Bot. Gard., 66, 277–347.
(30) Michener, C. D. (1974): The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study. – XII + 404 S.; Cambridge, Mass. (Harvard University Press).
(31) Michener, C. D. (1990): Castes in Xylocopine Bees. In: Engels, W. (Ed.): Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. – 265 S.; Berlin (Springer-Verlag).
(32) Michener, C. D., & L. Greenberg (1980): Ctenoplectridae and the origin of long-tongued bees. – Zool. J. Linn. Soc., 69, 183–203.
(33) Moffett, M. W. (1989): Samurai Aphids. Survival under Siege. – National Geographic, 176, 406–422.
(34) Müller, A. (1990): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Bienen (Hymenoptera, Apoidea) im Schaffhauser Randen (Nordschweizer Jura). A. Die Bienenfauna des Schaffhauser Randens; B. Die Bionomie der in leeren Schneckengehäusen nistenden Biene *Osmia spinulosa* (Hymenoptera, Megachilidae). – Diplomarbeit, Univ. Zürich, 148 S.
(35) Parker, F. D. (1987): Nests of *Callanthidium* from Block Traps (Hymenoptera: Megachilidae). – Pan-Pac. Ent., 63, 125–129.
(36) Perkins, R. C. L. (1919): The British species of *Andrena* and *Nomada*. – Trans. ent. Soc. London, 1919, 218–319.
(37) Plateaux-Quénu, C. (1959): Un nouveau type de société d'insectes: *Halictus marginatus* (Hym., Apoidea). – Ann. Biol., 35, 325–444.
(38) Plateaux-Quénu, C. (1972): La biologie des abeilles primitives. – Les Grandes Problèmes de la Biologie, Monographie 11, 200 S., Paris (Masson & Cie).
(39) Poursin, J. M., & C. Plateaux-Quénu (1982): Niches écologiques de quelques Halictinae. I. Comparaison des cycles annuelles. – Apidologie, 13, 215–226.
(40) Priesner, E. (1981): Beobachtungen zur Nistbiologie der Alpen-Mauerbiene *Osmia inermis* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). – Carinthia II, 171/91, 349–356.
(41) Schremmer, F. (1972): Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Männchen von *Bombus confusus*. – Z. f. Tierpsychol., 31, 503–512.
(42) Severinghaus, L. L., B. H. Kurtak & G. C. Eickwort (1981): The Reproductive Behavior of *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the Significance of Size for Territorial Males. – Behav. Ecol. Sociobiol., 9, 51–58.
(43) Strickler, K. (1979): Specialization and foraging efficiency of solitary bees. – Ecology, 60, 998–1009.
(44) Svensson, B. G. (1979): Patrolling Behaviour of Bumble Bee Males (Hymenoptera, Apoidae) in a Subalpine/Alpine Area, Swedish Lapland. – Zoon, 7, 67–94.
(45) Tengoe, J. (1979): Odour-released behaviour in *Andrena* male bees (Apoidea, Hymenoptera). – Zoon 7, 15–48.
(46) Thornhill, R., & J. Alcock (1983): The evolution of Insect Mating Systems. – 547 S.; Cambridge und London (Harvard University Press).
(47) Torchio, P. F., & V. J. Tepedino (1982): Parsivoltinism in three *Osmia* bees. – Psyche, 89, 221–238.
(48) Vogel, S. (1974): Ölblumen und ölsammelnde Bienen. – Trop. Subtrop. Pflanzenwelt, 7, 283–547.
(49) Vogel, S. (1986): Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge. *Lysimachia* und *Macropis*. – Trop. Subtrop. Pflanzenwelt, 54, 147–312.
(50) Warncke, K. (1986): Die Wildbienen Mitteleuropas, ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Insecta: Hymenoptera). – Entomofauna, Suppl. 3, 128 S.
(51) Westerkamp, C. (1987): Das Pollensammelverhalten der sozialen Bienen in bezug auf die Anpassungen der Blüten. – Dissertation, Univ. Mainz, 225 S.
(52) Westrich, P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs. Vol. 1 und 2. – 972 S.; 2. Auflage, Stuttgart (Eugen Ulmer).
(53) Wilson, E. O. (1971): The Insect Societies. – 548 S.; Cambridge, Mass. (Harvard Univ. Press).
(54) Wirtz, P., M. Szabados & J. Plant (in Vorb.): An extreme case of interspecific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera, Megachilidae) maim and kill allospecific intruders. – Manuskript, 10 S.

Erläuterungen zu den Fotos

(zum Ausklappen)

Wenn nicht anders angegeben, stammen die Fotos vom Verfasser.

Titelbild:
Die wespenartig schwarz-gelb gefärbte Harzbiene *Anthidium strigatum* baut kleine, eiförmige und rund 10 mm lange Brutzellen an Steinen, dürren Pflanzenstengeln oder Baumstämmen. Baumaterial ist Pflanzenharz, das bevorzugt auf Föhren gesammelt wird. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

1 ♀ der Sandbiene *Andrena florea* auf der Zweihäusigen Zaunrübe *(Bryonia dioica)*. Dieser Beinsammler (vgl. die mit gelbem Pollen gefüllten Beinbürsten der Hinterbeine) besucht beim Pollensammeln ausschliesslich *Bryonia*.

2 ♀ der Mauerbiene *Osmia leaiana*, ein Bauchsammler (vgl. die auffällig orangerot gefärbte Bauchbürste).

3 ♀ der Maskenbiene *Hylaeus punctulatissimus* auf dem Kugellauch *(Allium sphaerocephalon)*. Dieser Schlucksammler ist streng an Lauch *(Allium)* gebunden.

4 ♀ der Düsterbiene *Stelis nasuta*. Der artspezifische Wirt dieser Kuckucksbiene ist die Mörtelbiene *Megachile parietina* (vgl. Kap. 6).

5 ♀ der Mauerbiene *Osmia spinulosa* auf dem Ochsenauge *(Buphthalmum salicifolium)*. Vgl. die mit gelbem Korbblütlerpollen gefüllte Bauchbürste.

6 *O. spinulosa:* Eintragen von Pollen und Nektar in ein Nest in einem Gehäuse der Schnirkelschnecke *Helicella obvia*.

7 *O. spinulosa:* Sammeln von Pflanzenmörtel auf dem Kleinen Wiesenknopf *(Sanguisorba minor)*. Vgl. die Spuren der bisherigen Sammeltätigkeit auf den Fiederblättern unten links.

8 *O. spinulosa:* Beginn des Baues der Nestabschlusswand in einem Gehäuse der Vielfrassschnecke *Zebrina detrita*. Vgl. das grüne Klümpchen Pflanzenmörtel zwischen den Oberkiefern der Biene.

9 *O. spinulosa:* Drehen des fertigen Nestes, das in einem Gehäuse von *Zebrina detrita* angelegt wurde.

10 *O. spinulosa:* Geöffnetes zweizelliges Nest in einem Gehäuse der Strauchschnecke *Bradybaena fruticum*. Vgl. die Eier auf dem Pollen-Nektar-Vorrat und die Trennwände aus zerkautem Blattmaterial.

11 *O. spinulosa:* Geöffnetes Nest in *Bradybaena fruticum* mit Türschwelle. In diesem Stadium wird Pollen und Nektar eingetragen (Larvenvorräte hinter der Türschwelle sichtbar).

12 *O. spinulosa:* Geöffnetes zweizelliges Nest in *Zebrina detrita*. Sichtbar sind zwei Ruhelarven in ihren selbstgesponnenen Kokons (Überwinterungsstadium).

13 Der wichtigste Brutparasit von *O. spinulosa* im Schaffhauser Randen, der Trauerschweber *Anthrax aethiops* (Bombyliidae), vor einem *O. spinulosa*-Nest in *Zebrina detrita*.

14 ♀ der Mauerbiene *Osmia ravouxi* beim Verschluss einer Brutzelle. Aufnahme: Paul Westrich, Karlsruhe.

15 ♀ der Mauerbiene *Osmia adunca* beim Anflug an eine Blüte des Natternkopfes *(Echium vulgare)*.

16 ♀ der Mauerbiene *Osmia adunca* beim Verschluss des in einem Käferfrassgang in Totholz angelegten Nestes mit lehmigem Mörtel. Aufnahme: Egon Knapp, Neuhausen.

17 Überwinterungsgesellschaft der Keulhornbiene *Ceratina cyanea* in einem aufgeschnittenen, markhaltigen Pflanzenstengel. Aufnahme: Felix Amiet, Solothurn.

18 Nestansammlung der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*. Aufnahme: Egon Knapp, Neuhausen.

19 In das Nest zurückkehrende Arbeiterin der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*. Vgl. die Fühler der Wächterbiene in der Nestöffnung. Aufnahme: Egon Knapp, Neuhausen.

20 Frühlings-Grabwabe der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*. In der obersten Brutzelle liegt noch ein Ei auf dem Futtervorrat, in den übrigen Zellen sind die Larven bereits geschlüpft. Vgl. die mit einem Drüsensekret ausgekleideten, glänzenden Zellwände. Aufnahme: Paul Westrich, Karlsruhe.

21 ♀ der Bastardbiene *Trachusa byssina* mit Blattrolle in den Oberkiefern. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

22 Zwei ausgegrabene Nester der Bastardbiene *Trachusa byssina* mit je zwei unmittelbar aneinandergebauten Brutzellen. Vgl. die beiden zu den Brutzellen führenden Gänge. Aufnahme: Felix Amiet, Solothurn.

23 ♀ der Keulhornbiene *Ceratina cyanea* im Nest. In der in der Versorgungsphase stehenden Brutzelle ist der längliche Futtervorrat und die Zellzwischenwand aus Markpartikeln zu erkennen. Aufnahme: Egon Knapp, Neuhausen.

24 ♀ der Pelzbiene *Anthophora furcata* vor dem Eingang des Nestes in einem abgestorbenen Obstbaum. Aufnahme: Felix Amiet, Solothurn.

25 Dreizelliges Nest der Löcherbiene *Heriades truncorum* in einem hohlen Pflanzenstengel. Auf den Futtervorräten liegt je ein Ei. Zellzwischenwände und Nestverschluss bestehen aus Pflanzenharz.

26 ♀ der Löcherbiene *Heriades truncorum* beim Verschluss des Nestes mit Pflanzenharz. Das Nest wurde in einem Käferfrassgang in Totholz angelegt. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

27 ♀ der Blattschneiderbiene *Megachile willughbiella* trägt einen länglichen Blattausschnitt in sein Nest ein, das sich in einem Käferfrassgang in Totholz befindet. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

28 Zwei geöffnete Brutzellen der Blattschneiderbiene *Megachile willughbiella* mit Larven, die den Futtervorrat fast vollständig gefressen haben. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

29 ♀ der Wollbiene *Anthidium punctatum* beim Bau der Zelle aus Pflanzenhaaren in einer Erdspalte. Aufnahme: Heiko Bellmann, Lonsee.

30 ♀ der Mauerbiene *Osmia bicolor* über seinem Nest in einem leeren Schneckengehäuse beim Bau des schützenden Streuhaufens.

31 Geöffnetes einzelliges Nest der Mauerbiene *Osmia bicolor.* Das Nest ist durch einen dicken und beidseitig mit Wänden aus Pflanzenmörtel begrenzten Pfropfen aus Erdbröckchen und Steinchen verschlossen. Aufnahme: Egon Knapp, Neuhausen.

32 ♀ der Harzbiene *Anthidium strigatum* an seiner Brutzelle aus Harz. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

33 ♀ der Mörtelbiene *Megachile parietina* beim Bau einer Brutzelle aus Erde und Steinchen an einem grossen Stein. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

34 Zwei fertige, aus mehreren Brutzellen bestehende Nester der Mörtelbiene *Megachile parietina* an einem Stein.

35 ♀ der Sandbiene *Andrena vaga* schlüpft pollenbeladen in das Nest ein. *A. vaga* sammelt Pollen ausschliesslich auf Weiden *(Salix).*

36 Vorjährige Brutwabe der Mauerbiene *Osmia inermis* auf der Unterseite eines umgedrehten (!) Steines im Frühling zu Beginn der neuen Bautätigkeit (vgl. die beiden arbeitenden Bienen rechts aussen). Alte Brutzellen können von den Bienen gesäubert, an schadhaften Stellen geflickt und wieder benutzt werden. Aufnahme: Ernst Priesner, Starnberg.

37 Blick in ein Nest der Hummel *Bombus pascuorum* mit (von oben nach unten) wächsernen Larvenkammern (schwarzbraun), Seidenkokons mit Puppen (gelblich) und wächsernen Eikammern (schwarzbraun, auf den Seidenkokons). Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

38 Arbeiterin der Furchenbiene *Lasioglossum marginatum* verlässt das Nest. Die Bodennester dieser Art sind durch eine mehrere Zentimeter hohe Eingangsröhre sehr auffällig.

39 ♀ der Blutbiene *Sphecodes crassus* am Nesteingang ihres Hauptwirtes, der Furchenbiene *Lasioglossum pauxillum.* Aufnahme: Paul Westrich, Karlsruhe.

40 ♂ der Kegelbiene *Coelioxys spec.* in Schlafposition. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

41 Schlafendes ♀ der Wespenbiene *Nomada flavopicta,* das sich an einem dürren Pflanzenstengel festgebissen hat. *N. flavopicta* schmarotzt bei Sägehornbienen *(Melitta).* Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

42 Schlafendes ♂ der Schmuckbiene *Epeoloides coecutiens. E. coecutiens* ist artspezifischer Parasit der Schenkelbiene *Macropis labiata* (vgl. Kap. 9).

43 ♀ der Schmarotzerhummel *Psithyrus campestris* im Nest ihres Hauptwirtes, der Hummel *Bombus pascuorum.* Vgl. die behaarten Hinterschienen, die nicht mehr für den Pollentransport benutzt werden können. Bei den Hummeln befindet sich an dieser Stelle ein Pollenkörbchen. Aufnahme: Albert Krebs, Agasul.

44 ♀ der Seidenbiene *Colletes similis* auf dem Einjährigen Berufskraut *(Erigeron annuus). C. similis* ist auf Korbblütler (Asteraceae) spezialisiert.

45 ♀ der Schenkelbiene *Macropis labiata* sammelt auf dem Gewöhnlichen Gilbweiderich *(Lysimachia vulgaris)* Pollen und Blütenöl.

46 ♀ der Furchenbiene *Lasioglossum xanthopus* auf dem Wiesensalbei *(Salvia pratensis).*

47 ♀ der Wollbiene *Anthidium manicatum* auf dem Aufrechten Ziest *(Stachys recta).*

48 Paarung der Seidenbiene *Colletes cunicularius* am Erdboden. Aufnahme: Paul Westrich, Karlsruhe.

49 ♂ der Mauerbiene *Osmia bicolor* kontrolliert auf der Suche nach paarungswilligen ♀ ein leeres Schneckengehäuse.

50 ♂ der Hummel *Bombus confusus* in typischer Lauerstellung auf seinem Ansitz. Beachte die gerade nach vorn gestreckten Fühler, die angewinkelten Vorderbeine und die leicht gespreizten Fühler. Aufnahme: Fritz Schremmer, Wien.

51 Paarung der Wollbiene *Anthidium manicatum* auf dem Aufrechten Ziest *(Stachys recta).*

Bisher erschienene Neujahrsblätter

Nr. 1/1949: «Schaffhauser Volkstierkunde: Haustiere*

Nr. 2/1950: «Schaffhauser Volkstierkunde: Tiere im Feld, Wald und Wasser»*

Nr. 3/1951: «Über Quellen, Grundwasserläufe und Wasserversorgungen im Kanton Schaffhausen»*

Nr. 4/1952: «Die Unternehmungen von Johann Conrad Fischer»*

Nr. 5/1953: «Schaffhauser Volksbotanik: Die wildwachsenden Pflanzen»*

Nr. 6/1954: «Schaffhauser Volksbotanik: Die Kulturpflanzen, 1. Teil»*

Nr. 7/1955: «Schaffhauser Volksbotanik: Die Kulturpflanzen, 2. Teil»*

Nr. 8/1956: «Schaffhauser Heimat: Aus dem Klettgau»*

Nr. 9/1957: «Wir betrachten den Sternenhimmel»*

Nr. 10/1958: «Schaffhauser Heimat: Vom Reiat»*

Nr. 11/1959: «Das Schaffhauser Bauernjahr, 1. Teil»*

Nr. 12/1960: «Der Rheinfall durch die Jahrhunderte in Wort und Bild»*

Nr. 13/1961: «Von den naturwissenschaftlichen Werken der Eisen-Bibliothek»*

Nr. 14/1962: «Einführung in die Erdgeschichte unserer Heimat»*

Nr. 15/1963: «Schaffhauser Heimat: Rüdlingen»*

Nr. 16/1964: «Das Schaffhauser Bauernjahr, 2. Teil»*

Nr. 17/1965: «Schaffhauser Heimat: Beringen»*

Nr. 18/1966: «Der Bauerngarten»*

Nr. 19/1967: «Insekten»*

Nr. 20/1968: «Schaffhauser Heimat: Neunkirch»*

Nr. 21/1969: «Die Maschinenanlagen der abgewrackten Schaufelraddampfer der Schaffhauser Rheinflottille – die ersten Dampfschiffe auf Untersee und Rhein»*

Nr. 22/1970: «Schaffhauser Heimat: Ramsen»*

Nr. 23/1971: «Vom Schaffhauser Rebbau»

Nr. 24/1972: «Schaffhauser Wasser in Gefahr?»

Nr. 25/1973: «Orchideen des Randens»*

In schwarzem Einband, (teilweise) farbig bebildert, sind erschienen:

Nr. 26/1974:	«Mineralien im Kanton Schaffhausen»
Nr. 27/1975:	«Spinnen unserer Heimat»
Nr. 28/1976:	«Astronomie heute und morgen»
Nr. 29/1977:	«Amphibien unserer Heimat»*
Nr. 30/1978:	«Reptilien der Schweiz», 2. Auflage
Nr. 31/1979:	«Der Randen. Landschaft und besondere Flora», 2. Auflage
Nr. 32/1980:	«Sammlung des Geologen Ferdinand Schalch»
Nr. 33/1981:	«Von Mäusen, Spitzmäusen und Maulwürfen»
Nr. 34/1982:	«Das Eschheimertal und sein Weiher»
Nr. 35/1983:	«Libellen»
Nr. 36/1984:	«Der Randen. Werden und Wandel einer Berglandschaft»
Nr. 37/1985:	«Fledermäuse im Kanton Schaffhausen»
Nr. 38/1986:	«Bohnerzbergbau im Südranden»
Nr. 39/1987:	«Der Rheinfall»
Nr. 40/1988:	«Museum Stemmler»
Nr. 41/1989:	«Die Libellen der Kantone Zürich und Schaffhausen»
Nr. 42/1990:	«Die Durach»
Nr. 43/1991:	«Wildbienen im Schaffhauser Randen»

(* nicht mehr lieferbar, Stand Herbst 1990)

Kommissionsverlag P. Meili & Co., 8200 Schaffhausen